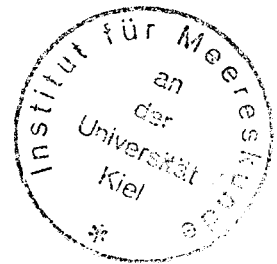


BERICHTE
aus dem
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE

an der
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT · KIEL

Nr. 261

**Der Einfluß von Bruträubern auf die Sterblichkeit
früher Jugendstadien des Dorsches (*Gadus
morhua*) und der Sprotte (*Sprattus sprattus*)
in der zentralen Ostsee**



von

Friedrich Wilhelm Köster

DOP: 10.3288/IFMLBER-261

1994

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde
Abt. Fischereibiologie
Düsternbrooker Weg 20
24105 Kiel

ISSN 0341-8561

Vorwort

Diese Arbeit wurde 1994 von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel als Dissertation angenommen. Die im Text zitierten Anhänge von Abbildungen und Tabellen wurden zur Reduzierung des Umfanges in vorliegendem Druck nicht mit berücksichtigt; sie sind auf Wunsch von der Abteilung Fischereibiologie des Instituts für Meereskunde erhältlich.

Eine Teilveröffentlichung wesentlicher Ergebnisse in englischer Sprache erschien im "Special issue on fish and fisheries in the Baltic" der Zeitschrift Dana: Köster, F. W. & D. Schnack, 1994: The role of predation on early life stages of cod in the Baltic. Dana Vol. 10, pp 179-201.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Potentielle Bruträuber im Bornholm Becken	8
3	Hydrographische Verhältnisse im Untersuchungszeitraum	17
4	Material und Methode	21
4.1	Probennahme	21
4.1.1	Nahrungsmenge und Zusammensetzung	22
4.1.2	Diurnaler Freßrhythmus	23
4.1.3	Saisonaler Freßrhythmus	24
4.1.4	Nahrungsangebot und -selektion	25
4.1.5	Magenentleerung und Verdauungszeiten	25
4.1.6	Einheitsfänge	26
4.2	Probenbearbeitung	27
4.2.1	Mageninhaltsgewichte	27
4.2.2	Fischeier, -larven und Klein-Fische in den Mägen	28
4.2.3	Meso- und Makrozooplankton in den Mägen	29
4.3	Auswertung	30
4.3.1	Mittlere Nahrungsmenge und Zusammensetzung	31
4.3.2	Nahrungsangebot und -selektion	32
4.3.3	Tägliche Nahrungsrationen einzelner Heringe und Sprotten	35
4.3.3.1	Fischeier und Gesamt-Nahrung basierend auf Magenentleerungsraten	35
4.3.3.2	Fischeier, -larven und Klein-Fische basierend auf Verdauungszeiten	38
4.3.3.3	Simulationsrechnungen	39
4.3.4	Populationsgrößen von Hering und Sprott	40
4.3.4.1	ICES Subdivision 25	40
4.3.4.2	Bornholm Becken	45
4.3.5	Tageskonsumption durch die Populationen an Hering und Sprott	49
4.3.5.1	Jugendstadien unterschiedlicher Arten	49
4.3.5.2	Vergleich täglicher Konsumtionen von Jugendstadien des Dorsches mit Abundanzen und Tagesproduktionen	50
4.3.6	Analyse der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott	52
4.3.7	Korrelation zwischen der Rekrutierung des Dorsches und Populationsgrößen an Hering und Sprott	53

5	Ergebnisse	55
5.1	Menge und Zusammensetzung der Nahrung	55
5.1.1	Taxonomische Großgruppen	55
5.1.2	Fischeier	57
5.1.3	Fischlarven	66
5.1.4	Klein-Fische	72
5.1.5	Korrelationsanalyse an Nahrungskomponenten	77
5.2	Nahrungsangebot und -selektion	78
5.2.1	Abundanz und räumliche Verteilung von Nahrungsorganismen	78
5.2.1.1	Mesozooplankton	78
5.2.1.2	Ichthyoplankton	83
5.2.1.3	0-Gruppen Individuen	95
5.2.2	Vertikaleinordnung von Hering und Sprott	96
5.2.3	Nahrungsselektion aus dem Beuteangebot	98
5.2.3.1	Mesozooplankton	98
5.2.3.2	Ichthyoplankton	101
5.2.3.3	0-Gruppen Individuen	113
5.2.4	Nahrungspräferenz in Abhängigkeit von der Räuberlänge	113
5.3	Diurnaler Rhythmus in der Nahrungsaufnahme	117
5.3.1	24-Std. Fischereien	117
5.3.2	Dauer der täglichen Freßperiode	136
5.3.3	Mittlerer Mageninhalt zu Beginn und Ende der Freßperiode	137
5.3.4	Intensität der Nahrungsaufnahme	141
5.4	Magenentleerung und tägliche Nahrungsration	143
5.4.1	Mageninhalte aus 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten	143
5.4.2	Magenentleerungsraten	155
5.4.3	Verdauungszeiten	159
5.4.4	Tägliche Nahrungsrationen	162
5.4.5	Simulationsrechnungen	169
5.5	Populationsgrößen an Hering und Sprott	177
5.5.1	MSVPA für die zentrale Ostsee	177
5.5.2	Populationen in der Subdiv. 25 in Relation zu den Beständen der zentralen Ostsee aus Hydroakustik-Aufnahmen	179
5.5.3	VPA für die Subdiv. 25	181
5.5.4	Populationsanzahlen in der Subdiv. 25 zu Beginn des Jahres	186
5.5.5	Saisonale räumliche Verteilung von Hering und Sprott in der Subdiv. 25	187

5.6	Tägliche Konsumption durch Herings- und Sprottpopulationen . .	193
5.6.1	Gesamte Nahrung und taxonomische Großgruppen	193
5.6.2	Jugendstadien	195
5.6.3	Tageskonsumption von Dorscheiern und -larven im Vergleich zur Abundanz und Tagesproduktion	201
5.7	Fischlarven und Klein-Fische in den Mägen von Hering und Sprott in der weiteren zentralen Ostsee	203
5.8	Korrelation zwischen der Rekrutierung des Dorsches und Populationsgrößen der Bruträuber Hering und Sprott	205
6	Diskussion	210
6.1	Strategie der Probennahme	210
6.2	Strategie zur Bearbeitung der Proben	212
6.3	Nahrungsmenge und Zusammensetzung	213
6.3.1	Hering	213
6.3.2	Sprott	220
6.4	Nahrungsangebot und -selektion	222
6.4.1	Evertebratenplankton	222
6.4.2	Ichthyoplankton	225
6.4.3	Jungfische	233
6.4.4	Größenabhängigkeit	234
6.5	Täglicher Rhythmus in der Nahrungsaufnahme	235
6.6	Tägliche Nahrungsration	238
6.6.1	Gesamt-Nahrung	240
6.6.2	Fischeier	242
6.6.3	Fischlarven und Klein-Fische	244
6.7	Populationsgrößen an Hering und Sprott	246
6.8	Tägliche Konsumption durch die Populationen	251
6.8.1	Gesamt-Nahrung	251
6.8.2	Jugendstadien des Dorsches	252
6.8.3	Jugendstadien der Sprotte und anderer Fischarten	256
6.9	Abhängigkeit der Rekrutierung des Dorsches von Populationsgrößen der Bruträuber Hering und Sprott	259
7	Zusammenfassende Diskussion zum Einfluß von Hering und Sprott auf die Sterblichkeit von Jugendstadien des Dorsches . . .	260
8	Zusammenfassung	265
9	Danksagung	273
10	Adressenliste von Personen, die unveröffentlichte Infor- mationen oder Datenmaterial zur Verfügung stellten	275

1 Einleitung

Die Bedeutung räuberbedingter Sterblichkeit auf den Reproduktionserfolg mariner Fischbestände ist erst in den letzten zwei Jahrzehnten verstärkt diskutiert worden. Obwohl schon in den zwanziger Jahren unseres Jahrhunderts über die Zehrung von Fischlarven durch unterschiedliche Organismen des Zooplanktons berichtet wurde (Lebour 1925), stellte erst Cushing (1974) die Hypothese auf, daß die Hauptursache der hohen Sterblichkeit früher Jugendstadien von Fischen auf einen substantiellen Wegfraß durch Bruträuber zurückzuführen sei. Er wies auf eine inverse Beziehung zwischen Sterblichkeitsrate und Alter der Jugendstadien hin und erklärte diese mit sich reduzierenden Bestandsanzahlen an Räubern im Laufe der Entwicklung vom Ei zum Jungfisch. Im Zuge der Erarbeitung von Modellen, die die inter- und intraspezifischen Wechselbeziehungen von Fischbeständen beschreiben (Andersen & Ursin 1977, Laevastu & Larkins 1981), rückte auch der Wegfraß von Jugendstadien stärker in den Mittelpunkt des fischereibiologischen Interesses (Hunter 1981).

Nach Sissenwine (1984) ist die hohe Variabilität in der Rekrutierung das zentrale Problem der fischereibiologischen Forschung und die entscheidende Ursache der bestehenden Unsicherheiten im Management von Fischbeständen. Dabei kommt der Zehrung von Jugendstadien als einem dichteabhängigen Prozess eine besondere Bedeutung für das Fischereimanagement zu (Sissenwine 1984).

Eine Vielzahl von Untersuchungen erbrachte Hinweise auf einen Wegfraß von frühen Jugendstadien mariner Fische durch unterschiedliche Räuber-Taxa wie Scyphomedusen (Fraser 1969), Ctenophoren (Purcell 1985), Copepoden (Lillelund & Lasker 1971), Amphipoden (Yamashita et al. 1985), Euphausiacea (Theilacker & Lasker 1974), Sagitten (Brewer et al. 1984) und unterschiedliche Fischarten, insbesondere der Familien Engraulidae (Brownell 1985, Folkvord & Hunter 1986) und Clupeidae (Hourston et al. 1981, Fuiman & Gamble 1988). Vor allem gezielte Laboruntersuchungen und Experimente in Mesocosmen wurden erfolgreich zur Identifizierung von Bruträubern und Beschreibung ihrer Strategien der Nahrungsaufnahme und Selektionsmechanismen durchgeführt (Bailey 1984, Gamble 1985, Øiestad 1982). Die dabei festgestellten sehr hohen Überlebensraten von Fischlarven in Abwesenheit von Räuberorganismen weisen auf die grundsätzliche Bedeutung der räuberbedingten Sterblichkeit für den Reproduktionserfolg von Seefischbeständen (Houde 1985, Laurence et al. 1979, Øiestad 1985). Die Abschätzung von konkreten Wegfraß- oder Sterblichkeitsraten aus Experimenten im Labor oder im Mesokosmos ist jedoch extrem abhängig von dem Design der Versuchsanlage. Neben der Größe der Becken in Relation zur Körpergröße der Räuber und Beute (de Lafontaine & Leggett 1987) beeinflussen die Dauer des Experimentes und die Behandlung des Räubers vor Beginn der Versuche die Ergebnisse substantiell (Fuiman & Gamble 1989).

Die Anzahl adäquater Feldstudien zur Quantifizierung von räuberbedingten Sterblichkeiten früher Jugendstadien ist bisher sehr begrenzt. Umfangreichere Felduntersuchungen wurden von Hunter & Kimbrell (1980) zum Kannibalismus von Eiern und Larven durch *Engraulis mordax* durchgeführt. Sie schätzten, daß Kannibalismus für 32% der täglichen Eisterblichkeit verantwortlich ist, waren jedoch außerstande die Zehrung an Larven zu quantifizieren. Einen entsprechenden hohen Kannibalismus an Eiern durch *Engraulis ringens* stellte auch Alheit (1987) fest. Im Gegensatz zu diesen hohen

räuberbedingten Sterblichkeiten ermittelten Daan et al (1985) einen sehr viel geringeren Wegfraß von Schollen- und Dorscheiern durch Heringe in der Nordsee. Die genannten Autoren weisen auf große Unsicherheiten in den Abschätzungen hin, die sich laut Bailey & Houde (1989) aus folgenden methodischen Problempunkten erklären:

- 1) Identifizierung von Fischeiern, Fischlarven und Jungfischen in den Mägen potentieller Räuber,
- 2) Quantifizierung der von jedem einzelnen Räuber aufgenommenen Anzahlen an Jugendstadien,
- 3) Abschätzung von Populationsgrößen der Räuber,
- 4) Quantifizierung der Anzahlen an Jugendstadien, die als Beute zur Verfügung stehen.

Die vorliegende Arbeit behandelt als zentrales Thema den Wegfraß von Eiern, Larven und pelagischen Jungfischen des Dorsches (*Gadus morhua*) im Bornholm Becken. Sie ist Bestandteil einer breit angelegten Fallstudie zur Rekrutierung des Dorsches in der zentralen Ostsee. Anlaß der Studie war eine drastische Reduktion des Aufwuchserfolges des Dorsches seit 1980. Diese resultierte in einem Zusammenbruch des Bestandes von ca. 1.3 Mio. t Biomasse auf 130000 t im Zeitraum von 1983-1992 (Abb. 1), begleitet von einer entsprechenden Abnahme der Anlandungen um 90% im Zeitraum seit 1983 (Abb. 2).

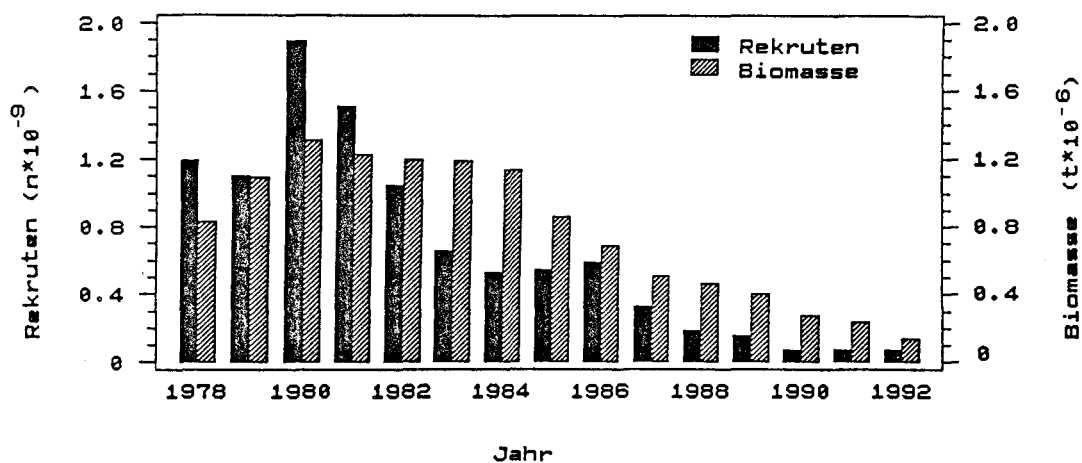


Abb. 1 Rekrutierung und Biomasse des Dorsches in der zentralen Ostsee: Entwicklung der Bestandsanzahl in der Altersklasse 1 ($n \cdot 10^{-9}$) und der Bestandsbiomasse der Altersklassen 1+ ($t \cdot 10^{-6}$) zu Beginn der Jahre 1978-92 in den ICES Subdivisionen 25-32, abgeschätzt mittels MSVPA.

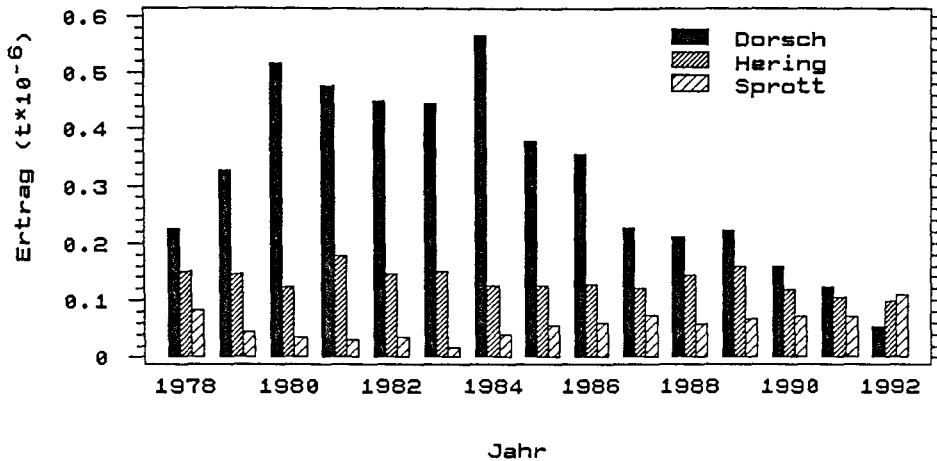


Abb. 2 Entwicklung des Ertrages ($t \cdot 10^{-6}$) von Dorsch, Hering und Sprott in der zentralen Ostsee (ICES Subdivisionen 25-32, 25-27 bzw. 25-28) im Zeitraum 1978-92 (Anon. 1994).

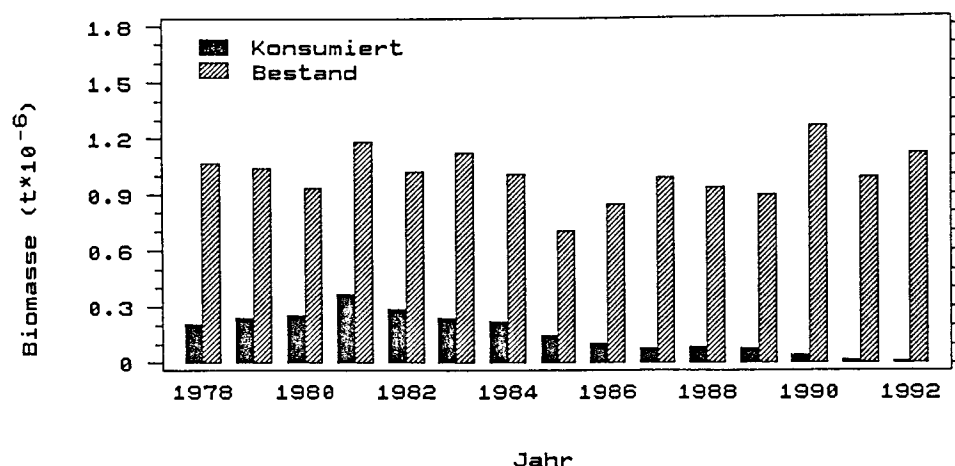
Die 1987 von der Abteilung Fischereibiologie des Instituts für Meereskunde aufgenommene Fallstudie beschäftigt sich mit folgenden Arbeitsschwerpunkten:

- Fruchtbarkeit von adulten Individuen
- Horizontal- und Vertikalverteilung von Eiern und Larven
- Sterblichkeiten von Eiern in Relation zu den hydrographischen Bedingungen
- Nahrungsökologie und Wachstum von Larven
- Wegfraß von Jugendstadien durch potentielle Bruträuber

Kenntnisse zur Horizontal- und Vertikalverteilung sowie Abschätzungen der Abundanzen von Fischeiern und -larven im Bornholm Becken sind Voraussetzungen zur Interpretation und Einordnung der in der vorliegenden Arbeit erzielten Ergebnisse (4. Problempunkt nach Bailey & Houde 1989). Obwohl die Fallstudie in erster Linie auf Rekrutierungsprozesse des Dorsches ausgerichtet ist, sind Aussagen zur Rekrutierung der zeitgleich laichenden Sprotte (*Sprattus sprattus*) durchaus möglich und für ein die Interaktionsmechanismen berücksichtigendes Fischereimanagement auch von Bedeutung.

Die Abnahme der Zehrung an Hering (*Clupea harengus*) und Sprott durch eine starke Reduktion des Dorschbestandes wurde nach Untersuchungen im Internationalen Rat für Meeresforschung (ICES) durch einen gleichzeitigen Anstieg der Fangerträge an Hering und Sprott nicht vollständig kompensiert (Abb. 2). Dieses resultierte in einer positiven Bestandsentwicklung vor allem der Sprotte in der zentralen Ostsee (Abb. 3).

a)



b)

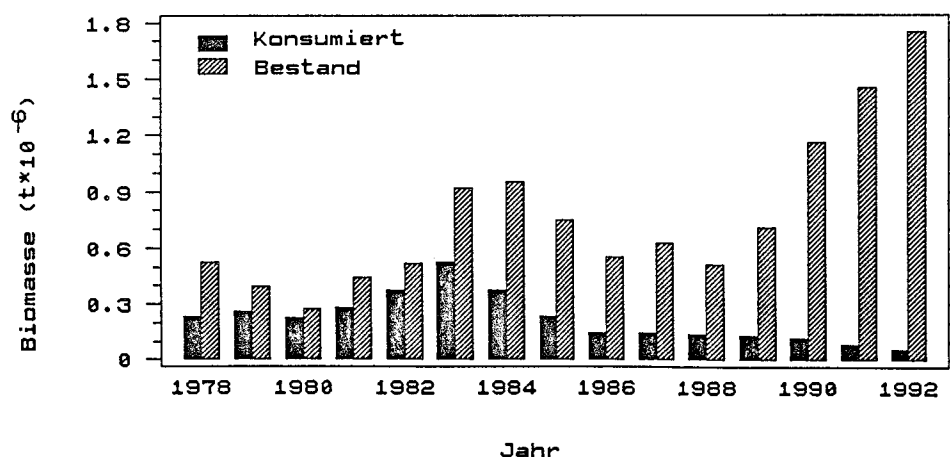


Abb. 3 Hering (a) und Sprott (b) in der zentralen Ostsee: Entwicklung der vom Dorsch pro Jahr konsumierten Biomasse und der Bestandsbiomasse (alle Altersklassen in 10^6 t) in den Subdivisionen 25-27 und 25-28 im Zeitraum 1978-92, abgeschätzt mittels MSVPA.

Vor diesem Hintergrund konzentriert sich die vorliegende Untersuchung auf die Bedeutung von Hering und Sprott als Räuber von Jugendstadien des Dorsches und als Nebenaspekt auch der Sprotten. Weitere potentielle Bruträuber treten im Bornholm Becken zwar durchaus auf, dürften allerdings aufgrund ihrer im Vergleich zum Hering und Sprott geringen Abundanz in den Laichgebieten zur Laichzeit von untergeordneter Bedeutung sein (siehe Kapitel 2).

Die Konzentration auf das Bornholm Becken als Untersuchungsgebiet erfolgte in Hinblick auf die Tatsache, daß die hydrographischen Bedingungen in den anderen großen Laichgebieten der zentralen Ostsee, also Danziger Tief und Gotland Tief (Abb. 4), offensichtlich keine erfolgreiche Reproduktion des Dorsches im Zeitraum von 1986-1992 erlaubten (Plikshs et al. 1993).

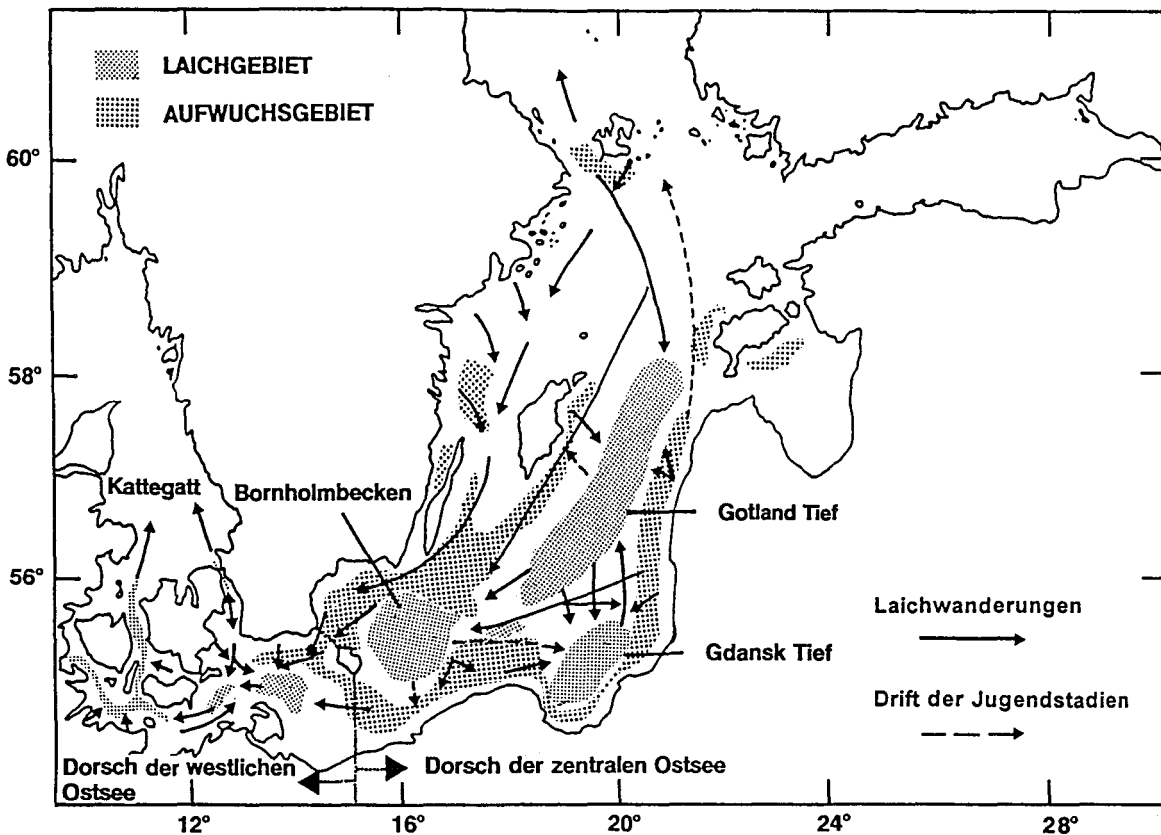


Abb. 4 Laich- und Aufwuchsgebiete des Dorsches sowie Laichwanderungen und Drift von Larven und pelagischen 0-Gruppen Dorschen (nach Bagge et al. 1993).

Bedingt durch die Vertikalverteilung der Dorscheier mit einem Maximum in und unterhalb der Halokline im Mittel- und Bodenwasser des Bornholm Beckens (Müller & Pommeranz 1984, Wieland 1988), beschränkte sich die durchgeführte Magenprobenahme auf Gebiete mit Wassertiefen größer 60 m (Abb. 5). Diese Gebiete wurden auch bei den, parallel zur Magenprobenahme, durchgeführten Plankton-Aufnahmen regelmäßig abgedeckt (Wieland in Vorb.).

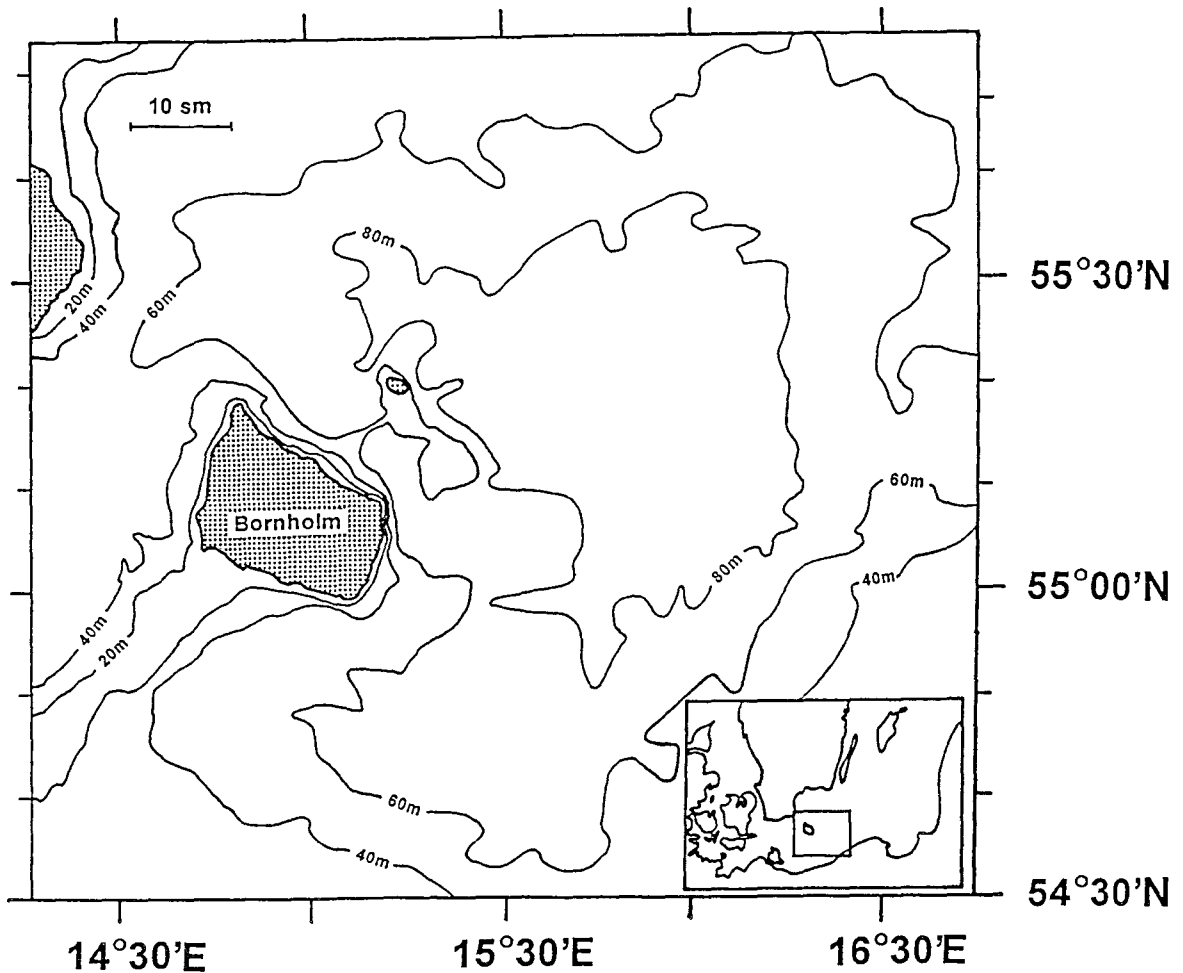


Abb. 5 Untersuchungsgebiet: Bornholm Becken in der zentralen südlichen Ostsee.

Gezielte Untersuchungen zum Wegfraß von Jugendstadien mariner Fische durch Hering und Sprott sind bisher vor allem in der Nordsee durchgeführt worden (Daan 1976, Garrod & Harding 1981, Hopkins 1988, Last 1989, Pommeranz 1981). Allerdings vermochten lediglich Daan et al. (1985) den Wegfraß von Eiern der Scholle und des Kabeljaus durch Heringe zu quantifizieren. Das Ergebnis der Untersuchung zeigte, daß lediglich 0.7-1.9% der abgelaichten Eier der Scholle (*Pleuronectes platessa*) und 0.04-0.19% der Eier des Kabeljaus von Heringen konsumiert wurden. Aufgrund der sehr unterschiedlichen Vertikalverteilung von Fischeiern, vor allem der des Dorsches, in Nord- und Ostsee ist dieses Ergebnis jedoch kaum übertragbar. Weiterhin ist die Hauptlaichzeit des Kabeljau in der Nordsee im wesentlichen auf den Monat Februar begrenzt (Daan 1979). In der zentralen Ostsee dagegen umfaßt sie den Zeitraum von einem halben Jahr, von März bis August (Müller & Bagge 1984). Dieses bedeutet, daß in der Ostsee im Gegensatz zur Nordsee hohe Abundanzen an Dorscheiern während der saisonalen Haupt-Freßperiode von Hering und Sprott (Popiel 1951, Starodub & Kondratjeva 1988, Szypula 1985) anzutreffen sind.

Nahrungsuntersuchungen an Heringen der Ostsee erbrachten bereits erste Hinweise auf einen substantiellen Wegfraß von Fischeiern. So berichtet Popiel (1951) von größeren Mengen an Fischeiern in den Mägen von Heringen aus der Danziger Bucht im Mai 1949. Auch Lohmeyer & Hempel (1977) identifizierten größere Anzahlen an Fischeiern in den Mägen von Heringen aus der Eckernförder Bucht im Januar/Februar 1976. Hinrichs (1985 und 1986) fand regelmäßig Fischeier in den Mägen von Hering und Sprott aus der Arkona See, dem Bornholm und dem Gotland Becken in den Monaten Mai/Juni der Jahre 1980-1983. Die Anzahlen an Fischlarven waren deutlich geringer, vor allem in Sprottmägen (Hinrichs 1985 und 1986). Dieses widerspricht allerdings Ergebnissen von Fuiman & Gamble (1988), die in Mesokosmosexperimenten an der schottischen Westküste eine höhere Zehrung an Fischlarven durch Sprotten als durch Heringe beobachteten. Klein-Fische, hauptsächlich Gobiiden und seltener 0-Gruppen Individuen, konnten in Mageninhalten aus der Ostsee zwar häufiger als Larven, aber lediglich in den Mägen des Herings identifiziert werden (Hinrichs 1985, Szypula 1985, Zalachowski et al. 1976).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird die Zusammensetzung der Nahrung von Hering und Sprott im Bornholm Becken in Abhängigkeit von der Tageszeit, und der damit verbundenen Vertikalwanderung, der Jahreszeit und dem jeweiligen Beuteangebot dargestellt. Es wird überprüft, ob eine Abhängigkeit der Nahrungsselektion von der Größe (Länge) der Räuber besteht, und über die Größenzusammensetzung des Räuberbestandes wird die mittlere Zusammensetzung der Nahrung für jeweils ausgewählte Probennahmeterminen ermittelt.

Die Mageninhaltsanalyse konzentriert sich im wesentlichen auf einen Vergleich der Jahre 1988 und 1991, in denen eine gute zeitliche Abdeckung der Laichsaison mit erfolgreichen Probennahmen erzielt und unterschiedliche hydrographische Situationen erfaßt werden konnten. Während das Jahr 1988 noch in die zusammenhängende Stagnationsperiode des letzten Jahrzehntes fällt (Nehring & Matthäus 1991), konnte im Jahr 1991 wieder ein erster nennenswerter winterlicher Einstrom von Wasser mit relativ hohem Salzgehalt aus der westlichen Ostsee in das Bornholm Becken beobachtet werden. Neben den Salzgehalten und Sauerstoffkonzentrationen im Bodenwasser haben auch die Temperaturen im Zwischenwasser direkte Auswirkungen auf die Vertikalverteilung und Sterblichkeit der frühen Jugendstadien und auf die Vertikaleinordnung der potentiellen Bruträuber Hering und Sprott. Sie beeinflussen somit sowohl die Abundanz an Ichthyoplankton im Nahrungsangebot, als auch die räumliche Verteilung von Räuber und Beute.

Tägliche Nahrungsrationen pro Hering und Sprott werden auf Basis der mittleren Mageninhalte und Schätzungen von Magenentleerungsraten bzw. Verdauungszeiten aus 24-Std. Fischereien und speziellen Verdauungsexperimenten abgeschätzt.

Zur Bestimmung der Bestandsgrößen von Hering und Sprott für die ICES Subdivision 25 werden Ergebnisse aus Multi- und Singlespecies Virtuellen Populations Analysen (MSVPA, VPA) und internationale Hydroakustik-Aufnahmen des ICES herangezogen. Anteile der Populationen, die sich zu jedem Probennahmetermin im Bornholm Becken aufhielten, werden abgeleitet aus der saisonalen, räumlichen Verteilung von Hering

und Sprott innerhalb der Subdivision 25, wie sie sich aus Hydroakustik-Aufnahmen und Einheitsfängen darstellten.

Basierend auf den Populationsgrößen und täglichen Nahrungsrationen pro Individuum wird die tägliche Gesamtaufnahme an Eiern, Larven und 0-Gruppen von Dorsch und Sprott durch Hering und Sprott geschätzt. Diese täglichen Zehrungswerte werden verglichen mit momentanen Bestandsschätzungen an Eiern und Larven aus parallelen Ichthyoplankton-Aufnahmen (Wieland in Vorb., Zuzarte unveröfftl.) und ersten Schätzungen der Tagesproduktionen an Eiern im Untersuchungsgebiet.

Für andere Gebiete der zentralen Ostsee werden Vergleichswerte zur Präsenz von Jugendstadien in der Nahrung von Hering und Sprott durch Analyse von Datensätzen aus einer Internationalen Datenbank für Mageninhaltsangaben ermittelt. Diese Analyse erlaubt eine Absicherung der Aussagen zur Bedeutung des Wegfraßes der Dorsch- und Sprottbrut in der zentralen Ostsee, unter Berücksichtigung einer möglichen Verdriftung älterer Larven und 0-Gruppen Individuen aus dem Untersuchungsgebiet des Bornholm Beckens heraus.

Ergänzend zur Analyse der räuberbedingten Zehrung wird überprüft, ob ein inverser Zusammenhang zwischen dem Rekrutierungserfolg des Dorschbestandes und den Populationsgrößen an Hering und Sprott in der zentralen Ostsee und im Bornholm Becken aufgezeigt werden kann.

2 Potentielle Bruträuber im Bornholm Becken

Eier, Larven und 0-Gruppen Individuen mariner Fische werden von einer großen Anzahl an Räuber-Taxa gefressen. Das Spektrum reicht von Dinoflagellaten (Hattori 1962) bis hin zu Seevögeln (Palsson 1984) und Seehunden (Palsson 1993). Basierend auf Literatur-Angaben, sowie eigenen Beobachtungen aus Plankton-Aufnahmen und den Fischereifängen im Untersuchungsgebiet wird im Folgenden eine Übersicht über potentielle Bruträuber der Jugendstadien von Dorsch und Sprott im Bornholm Becken mit einer Einschätzung ihrer Bedeutung gegeben (Tab. 1).

In der Gruppe der cycloiden Copepoden sind in der Literatur einzelne Arten als Bruträuber beschrieben worden, die sich an Fischlarven anheften und an ihnen zehren (Lillelund 1967, Brewer et al. 1984). Für die im Bornholm Becken vorkommende Art *Oithona similis* liegen keine entsprechenden Beobachtungen vor. Sie ist in ihrer Verteilung auf das Zwischen- und Bodenwasser beschränkt und tritt auch dort nur in relativ geringen Abundanzen auf (Müller 1982, Waldmann 1959). Da Fischlarven zwar in diesen Wasserkörpern schlüpfen, sich aber im Laufe ihrer Entwicklung in den oberen Teil der Wassersäule bewegen (siehe Kapitel 5.2.1.2), ist ein substantieller Einfluß auf Fischlarven durch *Oithona similis* unwahrscheinlich.

Amphipoden, vor allem Hyperiidien der Gattungen Parathemisto (Sheader & Evans 1975, Yamashita et al. 1985) und Hyperoche (Westernhagen et al. 1979), wurden als Räuber von Fischlarven identifiziert. Gammariden werden in der Literatur lediglich als Räuber bodenorientierter Fischlarven erwähnt (Logachev & Mordvinov 1979). Die

Anzahlen an Amphipoden sind sowohl in den Planktonfängen wie auch in den Mägen von Hering und Sprott aus dem Bornholm Becken (siehe Kapitel 5.1.1) sehr gering. Da in anderen Seegebieten der Ostsee Amphipoden zur bevorzugten Hauptnahrung des Herings gehören (Aneer 1975, Popiel 1951), kann das weitgehende Fehlen dieser Nahrungskomponente nicht mit einer Negativ-Selektion erklärt werden, sondern deutet auf eine insgesamt geringe Abundanz im Untersuchungsgebiet. Vor allem pelagische Hyperiidien sind sehr selten, aber auch die in der nördlichen und zentralen Ostsee in sehr hohen Abundanzen auftretende, zur Familie der Haustoriidae gehörende Art *Pontoporeia affinis* ist im Bornholm Becken kaum anzutreffen. Dies resultiert aus ihrer Präferenz zu geringen Salinitäten und hoher Empfindlichkeit gegenüber niedrigen Sauerstoffkonzentrationen (Sarvala 1986). Amphipoden können daher als Bruträuber von übergeordneter Bedeutung im Untersuchungsgebiet ausgeschlossen werden.

Tab. 1 Potentielle Bruträuber von Eiern, Larven und 0-Gruppen Individuen von Dorsch und Sprott im Bornholm Becken mit einer Einschätzung ihrer Bedeutung als Räuber (- substantieller Wegfraß unwahrscheinlich, ? substantieller Wegfraß möglich, + substantieller Wegfraß wahrscheinlich).

Potentielle Bruträuber	Eier	Larven	0-Gruppe
Copepoda	-	-	-
Mysidacea	-	-	-
Amphipoda	-	-	-
Polychaeta	-	-	-
Chaetognatha	-	-	-
Medusae	?	+	-
Stichlinge	-	-	-
Glasgrundel	-	-	-
Flunder	-	-	-
Lachs	-	-	-
Hornhecht	-	-	?
0-Gruppen Dorsch (pelagisch)	-	?	?
Dorsch (Altersklasse 1+)	-	-	+
Sprott	+	?	-
Hering	+	?	?

Im Vergleich zu den Amphipoden sind die Anzahlen an Mysidaceen sowohl in den Planktonfängen, als auch in den Mägen von Hering und Sprott höher (siehe Kapitel 5.1.1). Verglichen mit anderen Seegebieten der Ostsee sind die Abundanzen aber insgesamt gering. In den Monaten März bis Mai ist die Biomasse an *Mysis mixta*, der dominierenden Art in den freien Gewässern der zentralen Ostsee (Välipakka 1990), im Jahresverlauf gesehen am geringsten (Abb. 6).

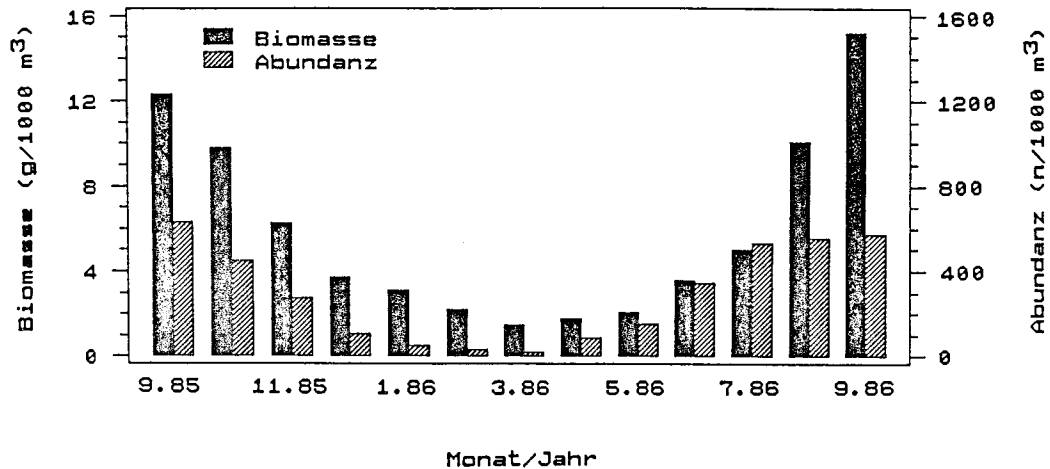


Abb. 6 Saisonale Fluktuationen im Bestand an *Mysis mixta* in der zentralen Ostsee: Entwicklung der Abundanz (n/1000 m³) und Biomasse (g/1000 m³) in der Subdivision 26 im Zeitraum September 1985- 1986 (nach Shvetsova et al. 1992).

Erst nach dem Schlupf der neuen Generation im Mai/Juni steigt die Biomasse an und erreicht maximale Werte im September. Während der Laichzeit im Frühjahr halten sich die Weibchen im Pelagial auf. Im Sommer bevorzugen die Adulten Gebiete in denen das kalte Zwischenwasser direkt über dem Boden liegt. Die in hohen Abundanzen vorkommenden Juvenilen halten sich vorzugsweise in flacheren Gewässern auf (Shvetsova et al. 1992). Im Spätsommer und Frühherbst ändert sich das Verhalten erneut. Die Mysidaceen konzentrieren sich in größeren Wassertiefen und zeigen in der Nacht eine ausgeprägte Vertikalwanderung in die freie Wassersäule. Dort ernähren sie sich von Zooplankton (Rudstam et al. 1989) und dürften durchaus in der Lage sein, kleinere Fischlarven zu erbeuten. So wurden in Laborversuchen Grundellarven der Gattung Pomatochistus von *Neomysis integer* gefressen (Thetmeyer pers. Mitt.). Allerdings erbrachten Nahrungsuntersuchungen an *Mysis mixta* in Gebieten mit Fischlarven im Plankton keine Hinweise auf einen Wegfraß von Larven (Hansson et al. 1990). Mysidaceen reagieren sehr empfindlich auf niedrige Sauerstoffkonzentrationen und meiden daher im allgemeinen Gebiete mit weniger als 2 ml/l Sauerstoff im Bodenwasser (Välipakka 1990). Neben der geringen Abundanz im Frühjahr und der mehr in flachere Gewässer orientierten Verbreitung in Sommer dürfte dies der entscheidende Grund für die relativ geringen Anzahlen an Mysidaceen in den Planktonfängen und in den Mägen von Hering und Sprott im Bornholm Becken sein. Damit scheiden auch Mysidaceen als Bruträuber von großer Bedeutung aus.

Verglichen mit Amphipoden und Mysidaceen toleriert die pelagisch vorkommende Polychaetenart *Harmothoe sarsi* zwar niedrigere Sauerstoffkonzentrationen (Szaniawska & Wiktor 1989), kommt aber in den offenen Seegebieten der zentralen Ostsee nicht in hohen Konzentrationen vor (Sarvala 1971). Adulte *Harmothoe sarsi* unternehmen nächtliche Vertikalwanderungen (Sarvala 1971), treten jedoch in den vertikal-auflösenden Planktonfängen nur unterhalb 70 m Wassertiefe auf. Aufgrund der unterschiedlichen Vertikalverteilung scheiden sie somit als substantielle Räuber von Fischlarven aus. Die Hauptnahrung besteht aus Mesozooplankton und benthopelagischen Organismen unterschiedlicher Größe (Sarvala 1971). Laut Korn (1959) wurden in Fütterungsversuchen lediglich mobile Organismen gefressen, was den Wegfraß von Fischeiern im Bodenwasser ausschließt. Im Gegensatz zu den Adulten kommen die Larvenstadien im April-Juli rein pelagisch vor und vollziehen auch ihre Metamorphose im Pelagial. Dabei sind sie allerdings in der oberen Wassersäule eher selten anzutreffen, da sie Temperaturen $> 6^{\circ}\text{C}$ meiden (Sarvala 1971). Als Bruträuber von Fischlarven scheiden die Larvenstadien aufgrund ihrer geringen Größe von 0.7-1.1 mm aus. Chaetognathen sind als Räuber von Fischlarven identifiziert worden (Brewer et al. 1984), während sie Fischeier mit ihren Mechanorezeptoren offensichtlich nicht wahrnehmen und demzufolge nicht erbeuten können (Kuhlmann 1977). Im Bornholm Becken tritt *Sagitta elegans* als einzige Art in höheren Abundanzen lediglich nach Einstromsituationen und dann auch nur im salzreichen Bodenwasser auf (Müller & Pommeranz 1984, Waldmann 1959). Aufgrund dieser Vertikaleinordnung können Chaetognathen ebenfalls als Räuber von Larven weitgehend ausgeschlossen werden. Scyphomedusen wie die in der zentralen Ostsee vorkommende *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata* sind als Räuber von Fischlarven (Arai & Hay 1982, Bailey & Batty 1984, Möller 1980, Fraser 1969) aber auch von Fischeiern (Cowan & Houde 1991) identifiziert worden. Wie aus den Plankton-Aufnahmen im Bornholm Becken hervorgeht, treten Medusen erst ab Juli in Erscheinung (Tab. 2). Hohe Abundanzen an *Aurelia aurita* sind ab August zu beobachten (Herra 1988a). Sie erreichen allerdings nie das Niveau der westlichen Ostsee. Die Vertikalverteilung, in Abb. 7 exemplarisch für den September und Oktober 1988 dargestellt, zeigt ein deutliches Maximum in den oberen 20 m der Wassersäule, also dem Bereich, in dem normalerweise hohe Anzahlen an Larven, vor allem des Sprott, auftreten (siehe Kapitel 5.2.1.2). Zur Bedeutung der Scyphomedusen als Bruträuber läßt sich somit schließen, daß ab August ein substantieller Wegfraß von Fischlarven auftreten kann. Neuere polnische Unter-

Tab. 2 Medusen im Bornholm Becken: Abundanz ($n/1000\text{ m}^3$) aus den Planktonfängen März bis August 1991.

Datum	Abundanz ($n/1000\text{ m}^3$)
17.-19.03	0.00
17.-19.04	0.00
24.-25.05	< 0.01
06.-08.07	0.14
16.-18.07	0.33
10.-12.08	5.69
16.-18.08	5.65

suchungen weisen außerdem auf einen Eiwegfraß durch die im unteren Zwischen- und oberen Bodenwasser vorkommenden Scyphomedusen (Margonski et al. in Vorb).

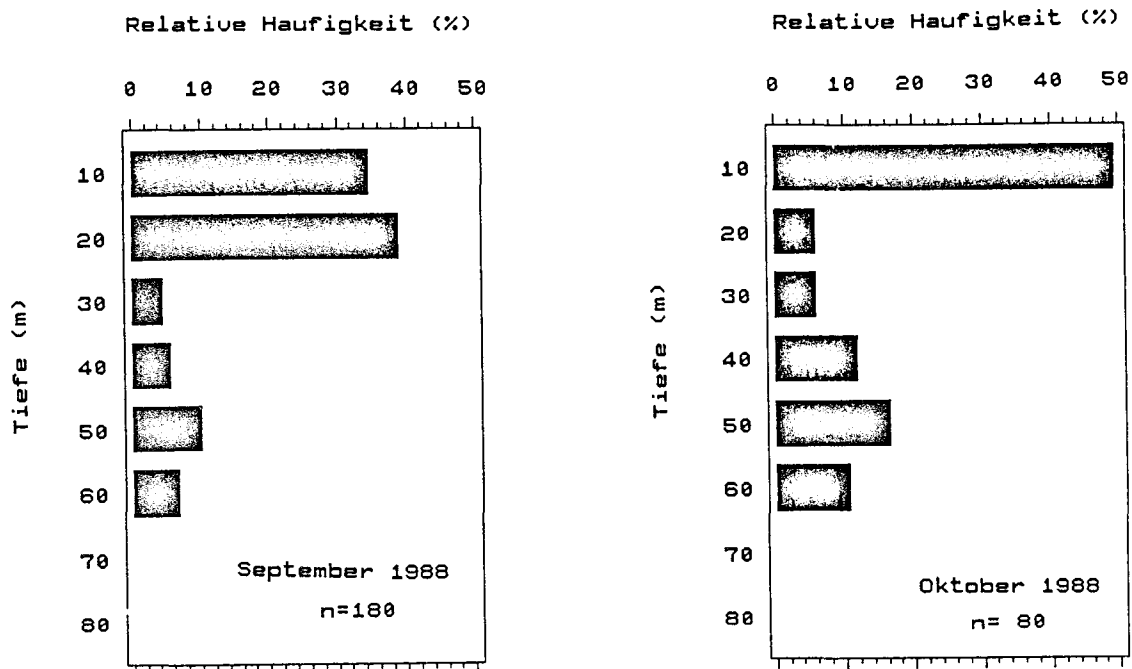


Abb. 7 Vertikalverteilung von Medusen im Bornholm Becken im September und Oktober 1988.

Von den im Bornholm Becken vorkommenden Fischarten ist der Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) ein potentieller Bruträuber (Daan 1976). Die Anzahlen an Stichlingen in pelagischen Schleppnetzfängen im Laufe einer Hydroakustik-Aufnahme im Oktober 1991 (Götze et al. 1992) waren im Bornholm Becken, im Gegensatz zu anderen Seegebieten der Ostsee, gering. Dieses stimmt mit den Einheitsfängen aus den eigenen Schleppnetzeinsätzen im Bornholm Becken zu unterschiedlichen Zeitpunkten des Jahres überein. Vor allem im Laufe der Laichzeit von April-Juli halten sich die Stichlinge in flacheren Küstengewässern auf (Lemmetyinen & Mankki 1975). Auch der Einsatz eines mit besseren Selektionseigenschaften für kleine Fische ausgestattete Isaacs Kidd Midwater Trawls, erbrachte bei Einsätzen auf den Planktonstationen (Abb. 8) im August 1991 nur Einzelexemplare. Wenn Stichlinge in den pelagischen Schleppnetzfängen auftraten, so war dies stets nur im oberen Bereich der Wassersäule der Fall. Dies wird verdeutlicht durch Einheitsfänge von Stichlingen mit Schwimmschleppnetzen in unterschiedlichen Tiefenhorizonten und Einsätzen von Grundschleppnetzen im Bornholm Becken im Oktober 1988 (Tab. 3).

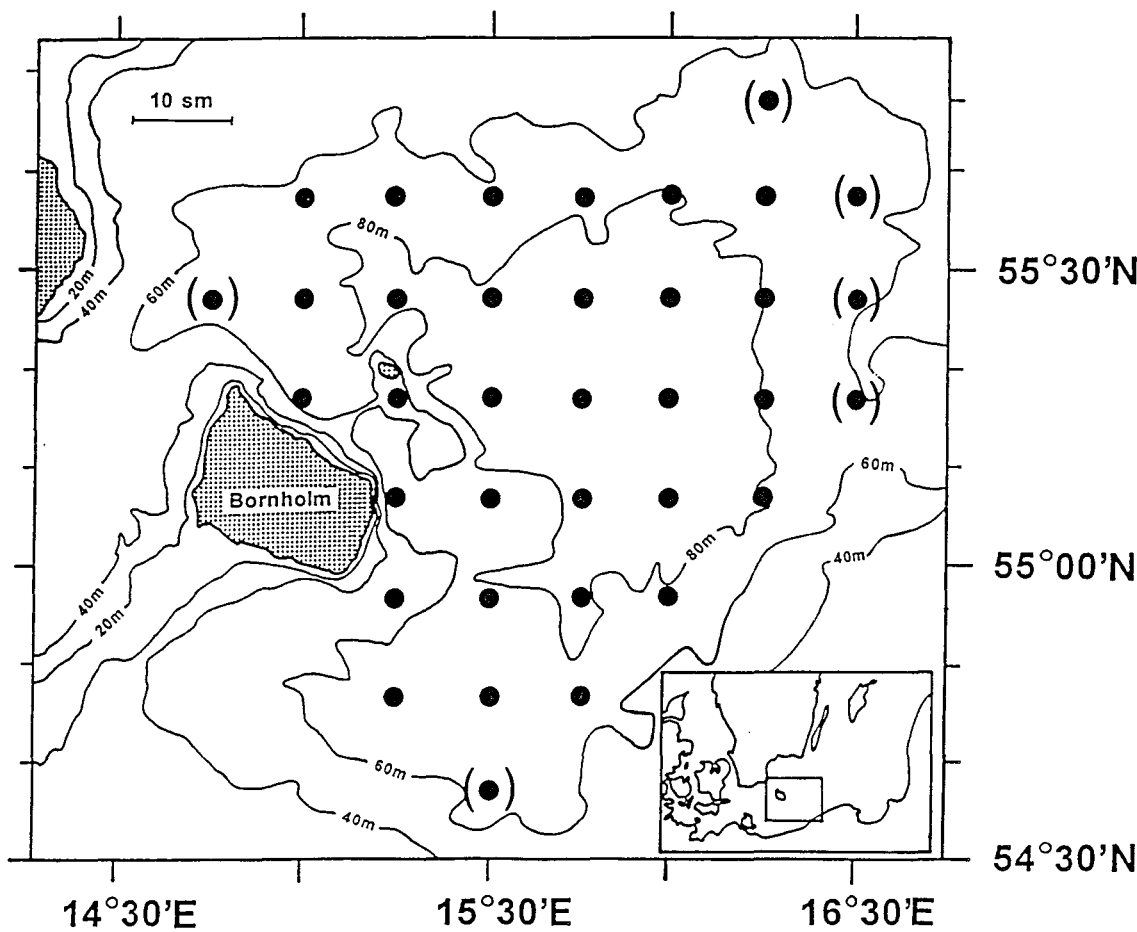


Abb. 8 Planktonstationsnetz im Bornholm Becken (mit Klammern versehene Stationen wurden erst seit 1991 regelmäßig abgedeckt).

Tab. 3 Einheitsfänge an 0-Gruppen Dorschen und Dreistacheligen Stichlingen: Fang in Anzahlen pro 30 min. Schleppzeit mit dem standardmäßig verwendeten Schwimmschleppnetz (PT) und einem 120 Fuß Herings-Grundsleppnetz (BT) im Oktober 1988.

Fangtiefe	Fanggerät	Anzahl Hols	0-Gruppen Dorsch	Stichlinge
0-45m	PT	12	1.3	3.3
45-90m	PT	10	0	0
60-90m	BT	12	0	0

Aufgrund dieser vertikalen Einordnung kommen Stichlinge als Eiräuber kaum in Frage. Weitherhin lassen die offensichtlich geringen Abundanzen im Bornholm Becken eine mögliche Zehrung an Larven von untergeordneter Bedeutung erscheinen. Über die Biologie und Verbreitung der im Bornholm Becken pelagisch vorkom-

menden Glasgrundeln (*Aphia minuta*) ist relativ wenig bekannt. Die Glasgrundel wird als eher oberflächenorientierter Fisch beschrieben (Wheeler 1978). Dies bestätigt sich aus den vertikalauflösenden Planktonprobennahmen (Grønkjaer pers. Mitt.). Von Mai bis August hält sich die Glasgrundel zum Laichen und anschließend das Männchen zur Brutpflege am Meeresboden auf (Duncker 1928). Im Bornholm Becken dürfte das dafür geeignete Areal auf die flacheren Randbereiche des Beckens, außerhalb des Laichgebietes des Dorsches limitiert sein.

Der in der zentralen Ostsee verbreitete Lachs (*Salmo salar*) kann ebenfalls nicht zu den bedeutenden Räubern von Fischeiern, Larven und 0-Gruppen Individuen gerechnet werden, da schon die juvenilen Exemplare deutlich größere Nahrung bevorzugen (Christensen & Larsson 1979).

Für die im Bornholm Becken häufig pelagisch vorkommende Flunder (*Platichthys flesus*) erbrachten stichprobenartige Mageninhaltsanalysen an Bord keine Hinweise auf ein pelagisches Freßverhalten. Die untersuchten Magenabschnitte von Flundern aus pelagischen Schleppnetzfangen waren ausnahmslos leer.

Der Hornhecht (*Belone belone*) wurde in der zentralen Ostsee von Dorman (1991) als Räuber von Klein- und Jungfischen identifiziert. Der Hornhecht ist oberflächenorientiert und hält sich zur Laichzeit im Sommer küstennah in flachen Gewässern auf (Otterlind 1984). Im Spätsommer und Frühherbst ist der Hornhecht wieder in der offenen Ostsee zu finden und kommt hier durchaus als Räuber von 0-Gruppen Individuen in Betracht.

0-Gruppen Dorsche traten in den durchgeführten Fängen mit pelagischen Schleppnetzen im Zeitraum August bis Oktober lediglich in sehr geringen Anzahlen auf. Sie wurden ausschließlich im oberen Bereich der Wassersäule angetroffen (Tab. 3), waren also noch nicht zum Bodenleben übergegangen. Diese geringen Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen im Bornholm Becken können möglicherweise durch eine Verdriftung von Larven und pelagischen Jungfischen aus dem zentralen Becken in flachere Ostseegewässer erklärt werden (Aro et al. 1991, Grauman 1976). So stellte Kändler (1944) höhere Abundanzen an zum Bodenleben übergegangenen 0-Gruppen Dorschen in flacheren Gewässern der Pommerschen Küste mit einer Garnelenkurre als Fanggerät fest. Bedingt durch die sehr lange Laichzeit des Dorsches von März bis August (Müller & Bagge 1984) sind die Größenunterschiede in einer Dorschcohorten beträchtlich (Steffensen 1980). Daher kann ein Wegfraß von Fischlarven und 0-Gruppen Individuen durch Larven und 0-Gruppen Dorsche nicht ausgeschlossen werden. Ein solcher Kannibalismus konnte für Larven in norwegischen Mesokosmos-Experimenten (Øiestad 1985) und für 0-Gruppen Kabeljau durch isländische Felduntersuchungen (Bogstad et al. 1993) bereits nachgewiesen werden. Ein erster MSVPA-Lauf mit Dorsch als Nahrung für die zentrale Ostsee zeigte, daß ein substantieller Kannibalismus der 0-Gruppe durch Fische der Altersklasse 1 und älter stattfindet (Jensen & Sparholt 1992). Nach neuesten Schätzungen (Anon. 1994) lag der exponentielle Koeffizient der Wegfraßsterblichkeit (M_2) im Zeitraum 1977-1985 im zweiten Halbjahr bei 0.58-1.15. Begründet durch den drastischen Rückgang der Dorschpopulation verringerte sich der M_2 -Wert von 0.46 im Jahre 1986 auf 0.07 im Jahre 1992 (Abb.9).

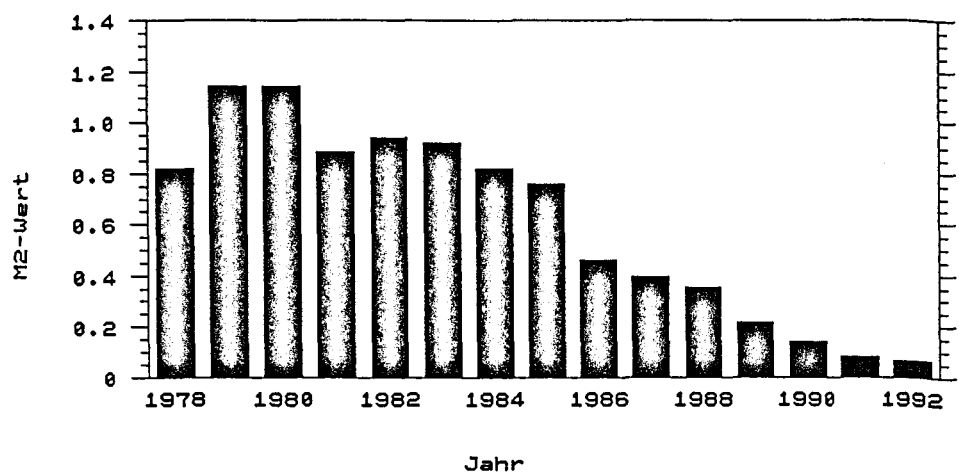


Abb. 9 Sterblichkeit von 0-Gruppen Dorschen durch Kannibalismus in der zentralen Ostsee: Koeffizient der natürlichen Sterblichkeit durch Wegfraß (M2) im 2. Halbjahr durch Dorsche der Altersklassen 1+, abgeschätzt mittels MSVPA.

Die Eignung von 0-Gruppen Dorschen als Nahrung größerer Dorsche, die als "Suitability-" oder auch Eignungs-Koeffizienten (siehe Kapitel 4.3.4.1) angegeben wird, ist im 3. Quartal für die Altersklasse 1 hoch, während im 4. Quartal die Koeffizienten für ältere Dorsche substantiell ansteigen (Abb. 10).

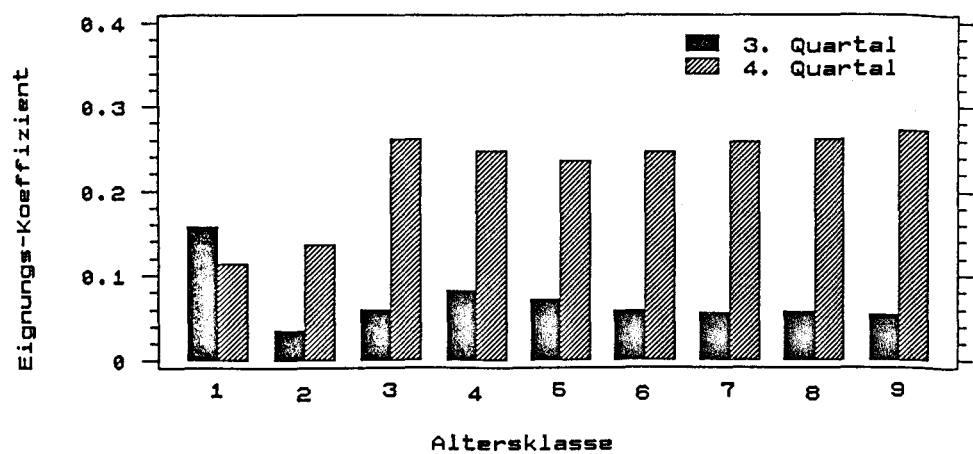


Abb. 10 Eignung von 0-Gruppen Dorsch als Nahrung älterer Dorsche: Eignungs-Koeffizienten für 0-Gruppen Individuen als Nahrung von Dorschen der Altersklassen 1-9 im 3. und 4. Quartal (nach Jensen & Sparholt 1992).

Dies kann mit dem Gewichtswachstum der 0-Gruppe, einem geänderten Verhalten, z.B. Übergang zum bodenorientierten Leben, aber auch mit Änderungen in der horizontalen Verteilung erklärt werden. Der Einbruch in der Rekrutierung des Dorsches erfolgte bereits vor Erreichen des 0-Gruppen Stadiums, d.h. während der Ei- oder Larvalphase. Dies ist aus der drastischen Abnahme der Anzahlen an produzierten 0-Gruppen Individuen (Beginn des 3. Quartals) im Vergleich zu den Anzahlen der Altersklasse 1 (Beginn des folgenden Jahres) im Zeitraum 1977-1991 zu ersehen (Abb. 11). Diese Interpretation der Ergebnisse aus der MSVPA setzt allerdings voraus, daß Kannibalismus wirklich die Hauptkomponente der natürlichen Sterblichkeit ist und, daß die Sterblichkeiten durch andere Ursachen im Verlauf der Zeitserie konstant waren.

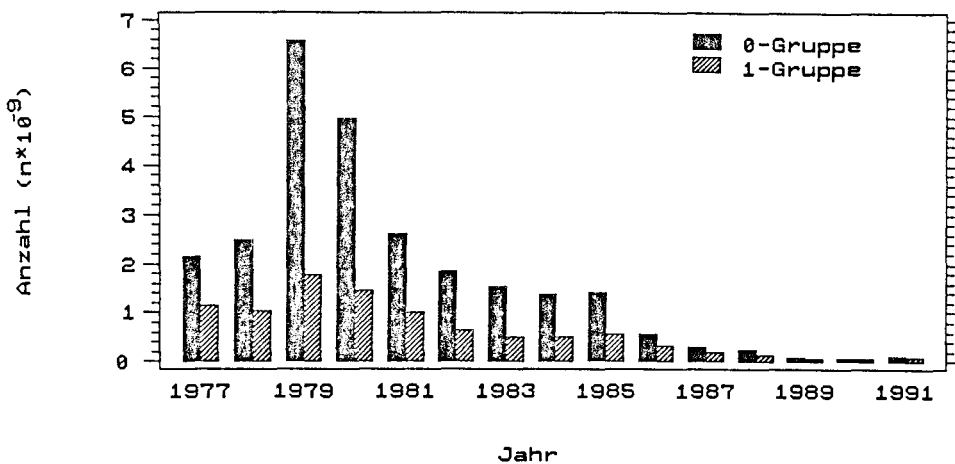


Abb. 11 Rekrutierung des Dorsches in der zentralen Ostsee: Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen ($n \cdot 10^{-9}$) zu Beginn des 3. Quartals und an Individuen der Altersklasse 1 ($n \cdot 10^{-9}$) zu Beginn des Jahres (abgeschätzt mittels MSVPA), aufgetragen für das jeweilige Geburtsjahr der Kohorte.

Der Ei- und Larvalwegfraß durch die Altersklasse I des Dorsches erscheint unbedeutend, da die Abundanz dieser Altersklasse im zentralen Bornholm Becken gering ist. Die mittleren Einheitsfänge der Altersklasse I in pelagischen Schleppnetzholts lagen bei 0.1 Individuen pro 30 min. Schleppzeit im zentralen Becken im Vergleich zu 4.5 Individuen in Grundsleppnetzfängen im Randbereich des Beckens. Wie Magen-inhaltsanalysen an 498 Dorschen der Altersklasse I zeigten, verhalten sich die Fische bodenorientiert, soweit die Sauerstoffsituation dies zuläßt. Lediglich auf 1 von 15 Stationen wurde ein Wegfraß von Fischeiern festgestellt. Sonst wurden überwiegend Mysidaceen, Gammariden und andere Crustaceen, sowie Polychaeten konsumiert. Fischlarven wurden kaum und 0-Gruppen Individuen gar nicht gefressen (Gonzalez-Balzar & Wippenbeck 1992).

Über die Bedeutung von Hering und Sprotte als Räuber von Fischbrut in der Ostsee gibt es bisher noch keine systematischen Untersuchungen. Eine Reihe von Veröffentlichungen weisen jedoch auf einen substantiellen Wegfraß von Fischeiern durch diese beide Arten hin (Hinrichs 1985 und 1986, Lohmeyer & Hempel 1976, Popiel 1951). Weiterhin deuten einige Arbeiten auch auf eine Zehrung von Larven und 0-Gruppen Individuen durch den Hering (Davidyuk 1983, Hinrichs 1985 und 1986, Popiel 1951). Aus diesem Grunde und im Hinblick auf die hohen Bestandsanzahlen an Hering und Sprotte in der zentralen Ostsee konzentriert sich die vorliegende Arbeit auf die Einschätzung dieser beiden Arten als Bruträuber, vor allem von Jugendstadien des Dorsches. Zur Beurteilung der Gesamt-Zehrung an Dorschbrut muß jedoch berücksichtigt werden, daß neben dem bereits quantifizierten Kannibalismus an 0-Gruppen Dorschen durch ältere Individuen ein substantieller Wegfraß von Dorschlarven durch Scyphomedusen möglich erscheint, und zusätzlich ein Wegfraß durch 0-Gruppen Dorsche und andere Fischarten, z.B. den Hornhecht, nicht ausgeschlossen werden kann.

3 Hydrographische Verhältnisse im Untersuchungszeitraum

Die Isoplethen von Temperatur, Salzgehalt, Dichte und Sauerstoffkonzentration im zentralen Bornholm Becken (Station auf $55^{\circ}17.5$ N. und $15^{\circ}45.0$ O., siehe Abb. 8) im Verlauf der Jahre 1987 bis 1991 sind in Abb. 12 und 13 (Wieland in Vorb.) dargestellt. Bei der für das Bornholm Becken typischen Schichtung war ein ausgeprägter Anstieg des Salzgehaltes in der Halokline von 45-70 m Tiefe von 8-9 auf 13-14 PSU zu allen Aufnahmezeitpunkten festzustellen. Da die Dichte hauptsächlich vom Salzgehalt bestimmt wird, zeigten die Isopyknen einen sehr ähnlichen Verlauf wie die Isohalinen. Oberhalb der Halokline lagen die Dichten bei $< 1007 \text{ kg/m}^3$, während unterhalb von 70 m Wassertiefe Werte von $1011\text{-}1012.5 \text{ kg/m}^3$ auftraten.

Aufgrund der in den Bereich der Halokline reichenden winterlichen Konvektion (Franck 1985) waren die Temperaturen in den Monaten März bis April in der oberen Wassersäule bis zu einer Tiefe von 50-60 m sehr einheitlich. Allerdings traten deutliche Variationen von Jahr zu Jahr auf. So waren im März und April 1987 nach einem strengen Winter (Nehring und Francke 1988) die Temperaturen bis zu einer Tiefe von 60 m $< 2.0^{\circ}\text{C}$. Im Gegensatz dazu lagen die Temperaturen in den folgenden Jahren immer $> 2.5^{\circ}\text{C}$. Die winterliche Abkühlung war im Jahr 1990 mit minimalen Temperaturen von 4.5°C am geringsten ausgeprägt. Ab Mitte April stiegen die Temperaturen bedingt durch die stärkere Sonneneinstrahlung im Oberflächenbereich an und erreichten spätestens im Juni Werte von $> 10^{\circ}\text{C}$, wobei sich eine ausgeprägte Thermokline in 15-30 m Tiefe ausbildete. Unterhalb dieser Thermokline war das winterliche Zwischenwasser bis in den Herbst hinein nachweisbar. Die Temperaturen im Bodensee lagen bei $5\text{-}7^{\circ}\text{C}$, wobei nach einer Einstromsituation zu Beginn des Jahres 1991 auch Temperaturen von $< 4^{\circ}\text{C}$ im März festgestellt werden konnten.

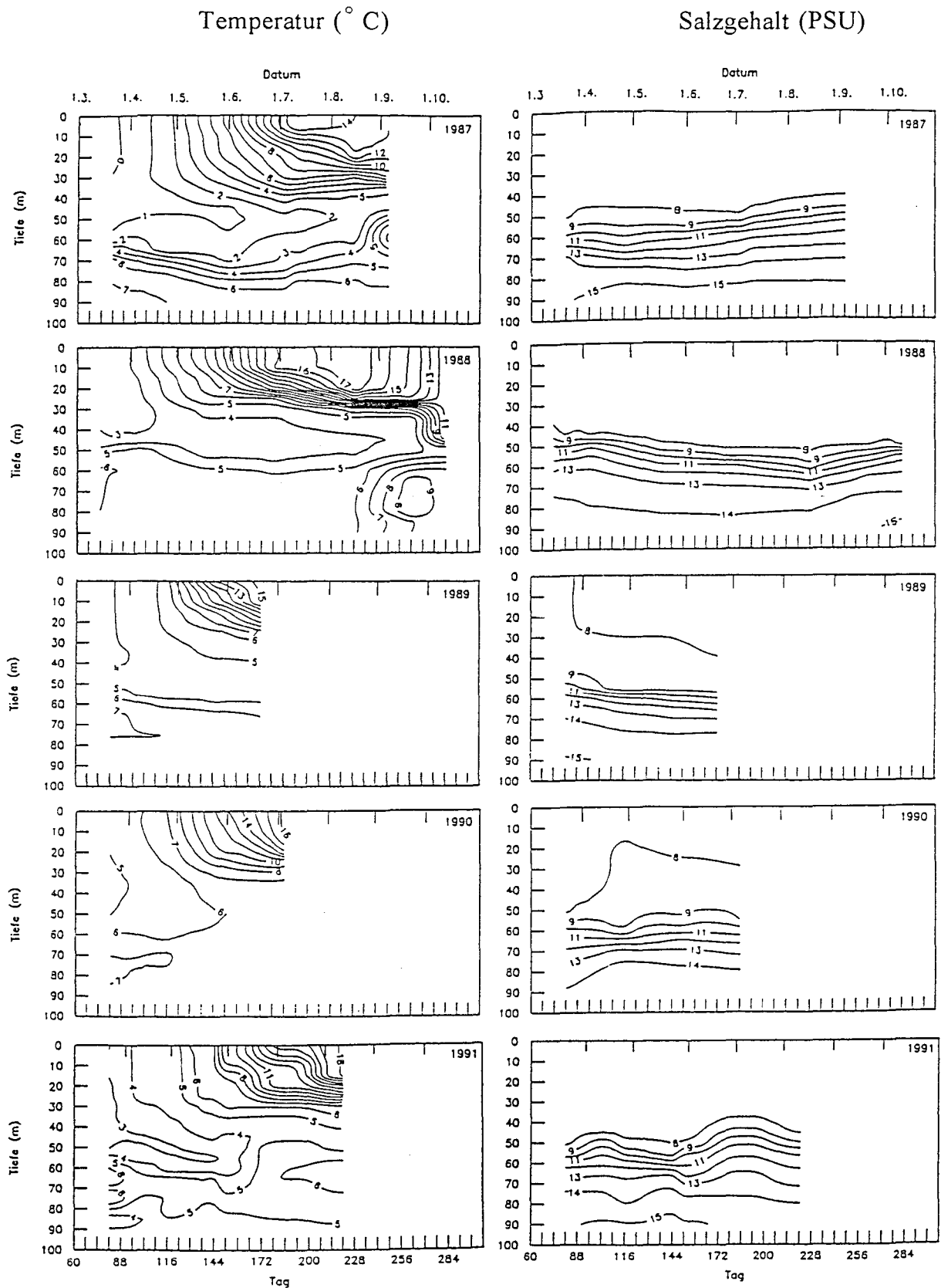


Abb. 12 Temperatur (°C) und Salzgehalt (PSU) in Abhängigkeit von der Tiefe auf einer Standardstation im zentralen Bornholm Becken in den Jahren 1987-91 (Wieland in Vorb.).

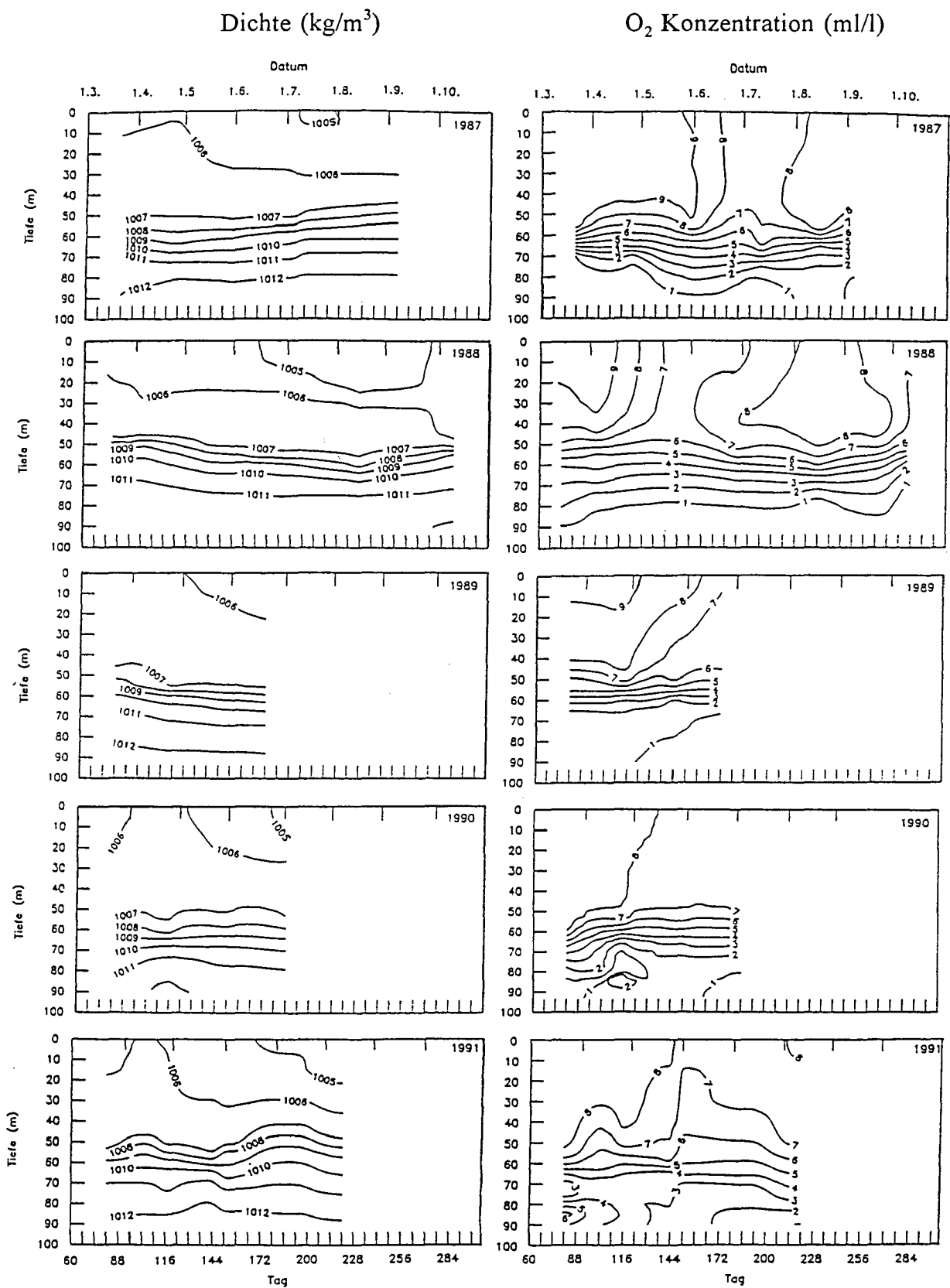


Abb. 13 Dichte (kg/m^3) und Sauerstoffkonzentration (ml/l) in Abhängigkeit von der Tiefe auf einer Standardstation im zentralen Bornholm Becken in den Jahren 1987-91 (Wieland in Vorb.).

Unterhalb der Halokline lag die Sauerstoffkonzentration in den Jahren 1987-1990 bei Werten < 3 ml/l und nahm mit zunehmender Tiefe auf Werte < 1 ml/l ab. Eine leichte Erhöhung der Sauerstoffkonzentrationen unterhalb von 70 m Tiefe konnte im März 1990 festgestellt werden. Sie könnte auf eine begrenzte Einstromsituation von relativ salzarmen Wasser in den Vormonaten hinweisen. Als Folge einer größeren Einstromsituation zu Beginn des Jahres 1991 wurden im März Sauerstoffkonzentrationen von > 6 ml/l in 80-90 m Wassertiefe gemessen, während oberhalb von 80 m ein intermediäres Sauerstoffminimum von < 3 ml/l auftrat. Bis in den April hinein wurden Werte > 4 ml/l im Bodenwasser angetroffen, und auch im Mai waren die Sauerstoffkonzentrationen unterhalb von 70 m Wassertiefe mit 2.5-3.5 ml/l noch höher als in den Vorjahren. Ab Juni resultierten aus der fortschreitenden Sauerstoffzehrung allerdings Werte < 1 ml/l unterhalb von 85 m.

Die beschriebenen hydrographischen Situationen beruhen auf jeweils 1-2 Vertikalprofilen pro Probennahmetermin und können zwar zur Beschreibung einer mittleren Situation im jeweiligen Probennahmemonat und zur groben Charakterisierung des hydrographischen Geschehens im Laufe der Laichzeiten verwendet werden, sind aber mit Sicherheit nicht repräsentativ für das gesamte Bornholm Becken. So ist z.B. die Tiefenlage der Halokline nach Einstromsituationen aus der westlichen Ostsee im westlichen Teil des Beckens flacher als in den östlichen Bereichen (Wieland in Vorb.). Das einströmende Wasser unterschichtet das alte Bodenwasser und hebt dabei die Halokline an; ein Effekt der 1991 auf der zentralen Standard-Station nicht beobachtet werden konnte. Dieses und auch der nicht wesentlich erhöhte Salzgehalt von 15 PSU sprechen für eine begrenzte Einstromsituation Anfang 1991, die von der im folgenden Jahr 1992 beobachteten Einstromlage deutlich übertroffen wurde. Trotz wesentlich höherer Salzgehalte von 17 PSU waren 1992 die Sauerstoffkonzentrationen im Bodenwasser zur Laichzeit von Dorsch und Sprott nicht höher als 1991 (Wieland in Vorb.). Insgesamt werden von Matthäus (1993) die Einstromsituationen in den Jahren 1990-1992 im Gegensatz zu der Einstromlage von Anfang 1993 nicht als größere Salzwassereinbrüche gewertet, da eine nennenswerte Erneuerung des Bodenwassers weder im Bornholm Becken noch im Gotland Becken zu beobachten war.

Anhaltende westliche Winde sind verantwortlich für einen Einstrom von salzhaltigem Wasser aus dem Skagerrak in die westliche Ostsee (Dietrich & Schott 1974). Weitgehend unabhängig von der Windrichtung- und Geschwindigkeit läuft dieses salzhaltige Wasser vom Arkona Becken durch das Bornholm Gatt in das Bornholm Becken (Stigebrandt 1987). Ein Abfließen des neu eingeströmten salzhaltigen Bodenwassers durch die Stolper Rinne in das Gotland Becken erfolgt ohne Windeinfluß erst, wenn das Bornholm Becken bis zur Höhe der Stolper Schwelle gefüllt ist. Ein windgetriebener Weitertransport erfolgt nach Krauss & Brügge (1991) bei anhaltenden nördlichen und östlichen Winden. Die von Krauss & Brügge (1991) durchgeführten Simulationsrechnungen mit einem numerischen Modell basierend auf typischen hydrographischen Verhältnissen im Frühjahr und Sommer zeigten, in Abhängigkeit von der Windrichtung und -stärke, sehr variable Strömungsverhältnisse im Oberflächenbereich (0-15 m) und in der restlichen Wassersäule. Bei im Mai/Juni überwiegenden östlichen und nördlichen Winden ergaben sich im Oberflächenbereich

nördliche und östliche Strömungen, während in tieferen Wasserschichten in beiden Fällen entlang der 60 m Tiefenlinie eine auf die Stolper Rinne gerichtete Strömung entstand. Bei einem Zusammenfallen des Windes bildeten sich Wirbel und irreguläre Strömungsfelder. Eine Überprüfung der Simulationsergebnisse im Juli 1986, basierend auf der dynamischen Topographie aus CTD-Einsätzen und Driftertrajektorien, zeigten eine generelle Übereinstimmung der festgestellten und berechneten Hauptströmungsrichtungen. Allerdings wurde der festgestellte deutlich ausgeprägte antizyklonische Wirbel im östlichen Bereich des Beckens vom Modell nicht dargestellt (Krauss & Brügge 1991). Wie Simulationsrechnungen zur windangetriebenen Strömung von Krauss & Brügge (1991) und Lehmann (1992) sowie Driftereinsätze bei der Verfolgung von Eikohorten (Wieland 1989a) gezeigt haben, treten sowohl antizyklonische wie zyklonische Wirbel in unterschiedlicher Größe und Ausprägung im Bornholm Becken auf.

4 Material und Methode

4.1 Probennahme

Im Zeitraum vom März 1987 bis Mai 1993 wurden auf insgesamt 39 Forschungsreisen in das Bornholm Becken Mägen von Hering und Sprott gesammelt. Zur Abdeckung der Laichzeit des Dorsches (Grimm & Herra 1984, Müller & Bagge 1984) erstreckte sich die Probennahme regelmäßig auf die Monate März, April, Ende Mai/Anfang Juni, Juli und August. Das Material aus den Jahren 1988 und 1991 war zur Bearbeitung der Fragestellungen am besten geeignet. In diesen Jahren konnte eine gute zeitliche Abdeckung mit erfolgreichen Probennahmen bei unterschiedlichen hydrographischen Situationen erreicht werden (siehe Kapitel 3). Auf eine Bearbeitung der im März 1991 gewonnenen Magenproben wurde aufgrund einer unzureichenden Gebietsabdeckung des Laichgebiets verzichtet. Zur Beschreibung der jährlichen Variabilität im Freßverhalten von Hering und Sprott eignete sich insbesondere ein zusätzliches Material aus dem Juli 1987 und dem Juni 1990. Zur Absicherung der Abschätzung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten des Mageninhaltes, wurden außerdem 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente aus dem April und Mai 1992 hinzugezogen. Die Anhangstab. 1 enthält stationsspezifische und umweltrelevante Daten für 216 Schleppnetzfänge, aus denen Proben bei der Mageninhaltsanalyse Berücksichtigung fanden.

4.1.1 Nahrungsmenge und Zusammensetzung

Das Probenmaterial zur Beschreibung der Nahrungszusammensetzung von Hering und Sprott wurde hauptsächlich mit Schwimmschleppnetzen im zentralen Bereich des Bornholm Beckens über Wassertiefen von mehr als 60 m gewonnen. Dieses entspricht dem Bereich, in dem Dorscheier im Bornholm Becken anzutreffen sind und der demzufolge auch durch die Plankton-Aufnahmen abgedeckt wurde (Abb. 8). Grundschleppnetze kamen seltener zum Einsatz, da im allgemeinen die geringen Sauerstoffkonzentrationen eine erfolgreiche Probennahme dicht über dem Boden nicht zuließen. Lediglich im Randbereich des Beckens und nach Einstromsituationen, wie z.B. im April 1991, wurden Grundschleppnetze erfolgreich eingesetzt. Dabei mußten allerdings weite Bereiche des zentralen Beckens wegen der dort lagernden Gasmunition gemieden werden. Sowohl die verwendeten Schwimmschleppnetze, als auch die Grundschleppnetze waren mit engmaschigen Innensteerten von 20 mm gestreckter Maschenöffnung ausgerüstet.

Der Einsatz der Schwimmschleppnetze erfolgte tagsüber gezielt auf Fischkonzentrationen über dem Boden oder dem sauerstoffarmen Bodenwasser. Fischschwärme wurden dabei mit Echolot und Netzsondensystem geortet und gezielt angefahren. Nachts, nach abgeschlossener Vertikalwanderung von Hering und Sprott, wurde ungezielt im oberen Bereich der Wassersäule geschleppt. Hierbei stellte sich heraus, daß die Fängigkeit in den obersten 25 m am höchsten war, weshalb mit hoher Schleppgeschwindigkeit von 4.0-4.5 kn und mit ca. 75 m ausgegebener Kurrleine der Bereich von 5-25 m Wassertiefe befischt wurde. In der Dämmerung erfolgte die Fischerei auf die sich formierenden bzw. auflösenden Echolotanzeigen im Mittelwasser. Die Fangzeiten wurden aufgrund einer vermuteten schnellen Verdauung von Fischeiern und Larven (Balfoort 1984, Christensen 1983, Hunter & Kimbrell 1980) mit maximal einer Stunde Schleppzeit so kurz wie möglich gehalten (Anhangstab. 1). Zur Beschleunigung des Hievens des Fischereigeschirrs wurden hauptsächlich kabellose, akustische Netzsondensysteme verwendet, die beim Andeckholen und Auftrommeln auf dem Kopftau des Netzes belassen werden konnten.

Während 1987 und teilweise auch 1988 die Probennahmen zur Beschreibung des täglichen Freßrhythmus (siehe Kapitel 4.1.2) und zur Bestimmung von Magenentleerungsraten und Verdauungszeiten (siehe Kapitel 4.1.5) auf Dauerstationen im Vordergrund standen, wurde 1991-1993 das Bornholm Becken großflächiger abgedeckt, um die horizontale Variabilität in der Nahrungsaufnahme zu beschreiben. Dabei erfolgte die Probennahme hauptsächlich im Laufe des Tages, d.h. während der täglichen Freßperiode von Hering und Sprott (siehe Kapitel 5.3.1). In Tab. 4 sind die Forschungsreisen aufgeführt, von denen Probenmaterial zur Beschreibung der Menge und Zusammensetzung der Nahrung herangezogen wurde. Die aufgeführten Anzahlen an Stationen geben Aufschluß über die Anzahl unterschiedlicher Positionen, die im Rahmen einer Reise erfolgreich befischt wurden. Sie geben somit einen Eindruck über die Gebietsabdeckung zu jedem Probennahmetermin. Die konkret abgedeckten Flächen sind der Abb. 44 zu entnehmen.

Tab. 4 Termine der Magenprobennahmen, Anzahl an Stationen und analysierten Mägen sowie Einschränkungen in der Mageninhaltsanalyse.

Monat/Jahr	Schiff	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen		Bemerkungen zur Mageninhaltsanalyse
			Hering	Sprott	
Juli 1987	FK Alkor	3	185		keine Sprottmägen analysiert
März 1988	FS Dana/FK Solea	13	598	528	
April 1988	FK Alkor	5	193	229	
Mai 1988	FK Littorina	1	261	207	
Juli 1988	FS Poseidon	8	233	103	
August 1988	Charter-Gespann	8	509	224	Larven & Fische in Heringsmägen Fische in Heringsmägen
September 1988	FK Alkor	1	306		
Oktober 1988	FS Poseidon	4	1863		
Juni 1990	FS Alkor	14	562	506	
April 1991	FS Alkor	9	283	335	
Mai 1991	FS Alkor	14	563	526	
Juli 1991	FS Alkor	17	598	681	
August 1991	FS Poseidon	17	684	445	

Die zur Magenentnahme aussortierten Fische einer Längenklasse wurden gemeinsam gewogen. Verwendung fanden dabei zwei Seegangausgleichswaagen der Firma Eilersen Electric mit einer Wiegegenauigkeit von 1 bzw. 5 g. Außerdem wurden repräsentative Längenhäufigkeiten von Hering und Sprott aus jedem durchgeführten Fischereizug ermittelt.

Die Konservierung der entnommenen Mägen erfolgte so schnell wie möglich, innerhalb von 15-30 min. nachdem der Fang an Bord war. Jeweils bis zu 20 Mägen einer Längenklasse (2 cm für Hering und 1 cm für Sprott) wurden gemeinsam in 4% Formaldehyd-Seewassergemisch (gepuffert mit Borax) konserviert. Da der Oesophagus sich nach dem Herauspräparieren des Magens kontrahiert, konnten die Mägen einer Längenklasse im Labor einzeln weiter bearbeitet werden. War der Oesophagus in Ausnahmefällen nicht kontrahiert oder zu kurz abgetrennt, wurden die Mägen verworfen.

4.1.2 Diurnaler Freßrhythmus

Zur Beschreibung des täglichen Freßrhythmus von Hering und Sprott wurden im April und September 1987 sowie im April 1988 im Randbereich des Bornholm Beckens in 65-76 m Wassertiefe jeweils eine 24-Std. Fischerei mit einem Grundschleppnetz durchgeführt. Im Gegensatz zu den Tagesfängen enthielten die nächtlichen Probennahmen praktisch keine Heringe und lediglich im April 1988 geringe Anzahlen an Sprotten. Verantwortlich dafür war die Vertikalwanderung von Hering und Sprott zu Sonnenuntergang in die oberer Wassersäule. Wie über Echolotaufzeichnungen zu

beobachten war, erfolgte die Rückwanderung in tiefere Wasserschichten erst mit Sonnenaufgang. Um unabhängig von dieser Vertikalwanderung den täglichen Freßrhythmus zu untersuchen, wurden während der folgenden Forschungsreisen 24-Std. Fischereien ausschließlich mit pelagischen Schleppnetzen durchgeführt. Der Zeitabstand zwischen den einzelnen Hols wurde zu Anfang auf drei Stunden festgesetzt, später aber auf 2 Stunden verkürzt. Da nur auf FS "Alkor" der Einsatz eines pelagischen Schleppnetzes in zweistündigem Abstand rund um die Uhr möglich war, wurde der 24 Stunden Zyklus auf anderen Forschungsschiffen in 36 Stunden abgearbeitet. Dabei wurden jeweils zwei zeitlich verschiedene 8-stündige Fischereipausen eingelegt. Fangtermine, Materialumfang und Auswertungsstand sind in Tab. 5 aufgelistet.

Tab. 5 Ausgewertete 24-Std. Fischereien mit jeweiligem Fanggerät (PT: Schwimm- und BT: Grundschleppnetz), Anzahl an Schleppnetzeinsätzen während des Tages und der Nacht, Anzahl der bearbeiteten Mägen von Hering und Sprott und bei der Analyse ermittelte Parameter (Mageninhaltsgewicht, Anzahl an Fischeiern, -larven und Klein-Fischen) sowie zur Bestimmung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten berücksichtigte Datensätze (erfaßt bzw. berücksichtigt: +, nicht erfaßt bzw. unberücksichtigt: -).

Datum	Station	Fang- gerät	Anzahl Hols		Anzahl Magen		Analyse des Mageninhaltes				Entleerungsraten / Verdauungszeiten			
			Tag	Nacht	Hering	Sprott	Gewicht	Eier	Larven	Fische	Gewicht	Eier	Larven	Fische
13-14.04.1988	34	BT	6	3	187	174	+	+	+	+	-	-	-	-
21-23.05.1988	33	PT	8	3	275	520	+	+	+	+	-/+	-/+	-	-
02-03.07.1988	36	PT	7	-	258	-	+	+	+	+	-	-	-	-
27.09.1988	3	PT	5	-	306	-	+	-	+	+	-	-	-	+
13-15.10.1988	31	PT	6	4	641	-	+	-	-	+	+	-	-	-
15-17.10.1988	32	PT	5	7	694	-	+	-	-	+	+	-	-	-
08-09.07.1991	359	PT	8	3	386	304	+	+	+	+	+	+	-	-
14-15.07.1991	393	PT	8	4	488	342	+	-/+	-/+	-/+	+	-/+	-	-
12-13.04.1992	11	PT	7	5	-	647	+	+	+	+	+	+	-	-
24-25.05.1992	12	PT	9	3	-	471	+	+	+	+	+	+	-	-

-/+ Analyse lediglich bei Sprott nicht bei Hering durchgeführt

4.1.3 Saisonaler Freßrhythmus

Die Änderung der Freßaktivität im Verlauf des Jahres, wie sie für den Hering z.B. von Popiel (1951) und Zalachowski et al. (1975) und für den Sprott von Starodub et al. (1992) beschrieben wurde, konnte mit dem gesammelten und bearbeiteten Probenmaterial nicht überprüft werden. Der Hauptteil der Magenproben wurde zur Laichzeit des Dorsches von März bis August gesammelt und die gewonnenen Magenproben aus den Monaten Februar, September, Oktober und November wurden bisher nur zu einem geringen Teil analysiert. Beim Vergleich der im März bis August gesammelten Proben sind jedoch durchaus Unterschiede in der Freßaktivität und in der Nahrungsselektion zu erwarten. Der abgedeckte Zeitraum umfaßt nicht nur Laich- und Freßperioden von Hering und Sprott, sondern auch den Anstieg der Produktion an wichtigen Nahrungsorganismen wie Copepoden im Laufe des Frühjahrs und Cladoceren sowie Mysidaceen im Laufe des Sommers (siehe Kapitel 5.2.1.1 bzw. 3).

4.1.4 Nahrungsangebot und -selektion

Parallel zur Magenprobennahme oder unmittelbar davor erfolgte eine Plankton-Aufnahme mit einem Bongo-Netz (60 cm Durchmesser, 0.3 und 0.5 mm Maschenweite) sowie einem Baby-Bongo (20 cm Durchmesser, 0.05 und 0.15 mm Maschenweite). Dabei wurde ein regelmäßiges Netz von 30-36 Stationen in dem von der 60 m Tiefenlinie begrenzten zentralen Becken abgedeckt (Abb. 8). Im Rahmen von Dauer- und Driftstationen wurden im Zeitraum 1987-1991 auf 8 Forschungsfahrten vertikal-auflösende Probennahmen mit Multischließnetzen parallel zur Sammlung von Herings- und Sprottmägen durchgeführt. Während 1987 und 1988 ein MESSHAI (Pommeranz et al. 1979) mit 0.0625 m² Öffnung zum Einsatz kam, wurde 1989 ein MOCNESS (Multiple Opening and Closing Net Environmental Sensing System) mit 1 m² Öffnung (Wiebe et al. 1976) und ab 1990 ein BIOMOC eingesetzt. Das BIOMOC ist ein entsprechend des BIONESS (Sameoto et al. 1980) modifiziertes MOCNESS. Die Maschenweite betrug bei allen Geräten 0.3 mm, allerdings wurden zur Erfassung von kleinerem Zooplankton bei Bedarf 0.05 mm Einsätze angebracht.

4.1.5 Magenentleerung und Verdauungszeiten

Zur Bestimmung von Magenentleerungsraten und Verdauungszeiten von Fischeiern, Larven und 0-Gruppen Individuen wurden neben den in Kapitel 4.1.2 bereits beschriebenen 24-Std. Fischereien spezielle Hälterungsexperimente an Bord durchgeführt (Tab. 6). Dabei wurden aus kurzen gezielten Schleppnetzfangen (Schleppzeit: in der Regel 30 min.) Heringe und Sprotten in Deck-Tanks von 750-1500 l Wasservolumen gehältert und in konstanten Zeitintervallen Magenproben entnommen (Köster et al. 1990). Da zu Beginn der Experimente im Jahr 1988 von einer Verdauungszeit von 12 Stunden in Heringsmägen (Daan et al. 1985, Blaxter & Holliday 1958) ausgegangen wurde, erfolgte die Probennahme in Zeitabständen von 3 Stunden. Nach Vorlage der Ergebnisse aus den 1988 durchgeführten Experimenten, die eine Verdauungszeit von weniger als 12 Std. zeigten, wurden die Zeitintervalle ab 1991 auf 1.5 Std. reduziert. Die ersten Experimente mit Sprotten fanden Anfang Juni 1990 mit Probennahmeintervallen von ebenfalls 1.5 Std. statt. Da sich auch diese Zeitabstände als zu lang erwiesen, wurden die Probennahmeintervalle im April und Mai 1992 auf 1 Std. verkürzt. Um die Temperaturen in den mit Oberflächenwasser gespeisten Hälterungsbecken den Temperaturen im Zwischen- und Bodenwasser als Aufenthaltsort von Hering und Sprott während des Tages anzunähern, wurden zur Schätzung der Magenentleerungsraten und Verdauungszeiten von Fischeiern lediglich Experimente im Zeitraum von April bis Anfang Juni und für den Gesamt-Mageninhalt zusätzlich aus dem Oktober berücksichtigt. Trotz dieser Auswahl beziehen sich die Experimente, wie auch die 24-Std. Fischereien, auf einen größeren Temperaturbereich von 4.4 bis 14.0 °C (Tab. 6) im Vergleich zu 3.5 bis 7.0 °C im unteren Zwischen- und Bodenwasser (Abb. 12). Da lediglich in zwei Experimenten im August 1991 und einer Dauerstation im September 1988 ausreichende Anzahlen an Fischlarven bzw. Klein-Fischen in den

Mägen von Heringen gefunden werden konnten, bildet dieses Probenmaterial die alleinige Grundlage zur Bestimmung von Verdauungszeiten, unabhängig von den im August 1991 herrschenden hohen Wassertemperaturen von 17.5 °C.

Tab. 6 Durchgeführte Verdauungsexperimente, mittlere Temperatur in den Hälterungsbecken, Anzahl der bearbeiteten Mägen von Hering und Sprot und zur Bestimmung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten berücksichtigte Datensätze (berücksichtigt +, nicht berücksichtigt -).

Datum	Station	mittlere Temperatur	Anzahl Mägen		Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten			
			Hering	Sprot	Gewicht	Eier	Larven	Fische
13.10.1988	3101	11.2°C	126	-	+	-	-	-
15.10.1988	3201	11.2°C	127	-	+	-	-	-
05.06.1990	94	13.5°C	102	-	+	+	-	-
06.06.1990	101	13.9°C	-	250	+	+	-	-
23.04.1991	102	6°C	114	-	+	-	-	-
24.04.1991	501	5.0°C	-	443	+	+	-	-
29.05.1991	401	9.6°C	-	368	+	+	-	-
30.05.1991	602	9.8°C	217	-	+	+	-	-
31.05.1991	605	9.8°C	315	-	+	+	-	-
14.08.1991	701	17.5°C	153	-	+	-	+	+
15.08.1991	1701	17.5°C	167	-	+	-	+	+
10.04.1992	501	4.7°C	-	242	+	+	-	-
11.04.1992	801	5.2°C	-	215	+	+	-	-

4.1.6 Einheitsfänge

Als Relativmaß für die Abundanz an Hering und Sprot im Bornholm Becken zu unterschiedlichen Zeiten des Jahres wurden die mit dem verwendeten Schwimmschleppnetz erzielten und auf 30 min. Schleppzeit standardisierten Fänge in Anzahlen und Gewicht ermittelt. Das auf 12 Forschungsreisen verwendete Schwimmschleppnetz der Netzfabrik Engel (Umfang: 308 Maschen à 40 cm) hat eine vertikale Öffnungshöhe von ca. 18 m bei 3.5 kn Fahrt. Der Einsatz des Schleppnetzes erfolgte unabhängig vom Forschungsschiff mit 3 m² Süberkrüb-Brettern, 80 m-Standern, zwei 250 kg Vorgewichten, 50 kg Kettengewichten am Grundtau und 50 Auftriebskörpern von 20 cm Durchmesser am Kopftau bei einer Schleppgeschwindigkeit von 3-4 kn. Die durchgeführten Holanzahlen sind der Tab. 7 zu entnehmen. Aufgrund der unterschiedlichen Einsatzweisen wurden in der Tabelle Tages- (mittlerer Fangzeitpunkt nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang) und Nachtfänge getrennt dargestellt.

Tab. 7 Anzahl der durchgeführten Fänge mit dem standardmäßig verwendeten 308# Schwimmschleppnetz.

Monat/Jahr	Tage	Nachts
Juli 1988	17	5
August 1988*	4	3
Oktober 1988	11	11
Juni 1990	18	-
April 1991	3	-
Mai 1991	16	2
Juli 1991	31	9
August 1991	14	7
April 1992	16	5
Mai 1992	21	4
Juli 1992	12	2
April 1993	10	-
Mai 1993	10	-

* vergleichbares Gespannschleppnetz

4.2 Probenbearbeitung

4.2.1 Mageninhaltsgewichte

Die Bestimmung des Mageninhaltes als Naßgewicht erfolgte durch Wägung der einzelnen Mägen mit und ohne Nahrungsinhalt. Dabei wurde nach Abspülung des gefüllten Magens und standardmäßiger Trocknung mit Fließpapier das Gesamtgewicht des Magens auf 0.001 g bestimmt. Für die Wägungen wurde eine Analysenwaage der Firma Mettler mit 0.0001 g Genauigkeit verwendet. Wenn nötig wurde vor der Wägung das dem Magen anhaftende Fett entfernt, da es nach der Konservierung im Formaldehyd-Seewassergemisch extrem klebrig war und an Pinzetten, Wägeschalen und Fließpapier haften blieb. Nach der Wägung wurde der Magen aufgeschnitten und der Inhalt mit Wasser in einen 50 µm Netztrichter gespült. Nach erneutem Abtupfen mit Fließpapier erfolgte dann die Wägung des leeren Magens. Der Mageninhalt wurde aus dem Netztrichter mit Wasser in Petrischalen gespült. War keine sofortige Analyse geplant, wurden die einzelnen Mageninhalte in einer formaldehydfreien Konservier- und Sortierlösung (1,2 Propandiol-Propylenphenoxetol nach Steedman 1976) aufbewahrt.

Tab. 8 Theoretisches mittleres Inhaltsgewicht leerer Mägen (g Naßgewicht) und Standardfehler, Anzahl bearbeiteter Mägen, mittlere Länge (cm), mittlerer Fettanlagerungsgrad (nach einer Skala von 1-4) und Konservierungsdauer der Proben (Monate) für unterschiedliche Proben-nahmeterminen.

Reise	Anzahl Mägen	Mittlere Länge	arithm. Mittel des Magen-inhaltes und Standardfehler		Fettan-lagerung	Konserv. Zeit in Monaten
März 1987	19	22.4	0.0277	0.0036	1.89	34
April 1987	60	21.5	0.0333	0.0023	1.52	33
März 1988	91	21.5	0.0295	0.0028	2.41	9
April 1988	24	23.6	0.0305	0.0055	2.11	9
Juli 1988	168	23.1	0.0448	0.0023	2.93	8
August 1988	216	22.8	0.0397	0.0018	3.33	8
September 1988	47	23.3	0.0404	0.0025	2.83	11
Oktober 1988	525	21.9	0.0321	0.0011	-	8
Gewichtetes arithm. Mittel			0.0355			

Sprott

Reise	Anzahl Mägen	Mittlere Länge	arithm. Mittel des Magen-inhaltes und Standardfehler		Fettan-lagerung	Konserv. Zeit in Monaten
März 1988	90	11.8	0.0091	0.0007	2.07	40
April 1988	65	13.7	0.0142	0.0013	2.00	40
Juni 1990	69	13.7	0.0175	0.0015	2.33	24
April 1991	104	14.1	0.0231	0.0021	1.75	6
Mai 1991	158	14.3	0.0268	0.0014	1.83	6
Juli 1991	21	12.9	0.0100	0.0019	2.29	12
August 1991	32	13.3	0.0142	0.0017	2.34	12
April 1992	335	12.8	0.0079	0.0004	2.24	1
Mai 1992	64	12.6	0.0091	0.0007	2.42	1
Gewichtetes arithm. Mittel			0.0144			

Da Verdunstung, Abtupfen des anhaftenden Wassers mit Fließpapier vor und nach dem Wiegen sowie Verlust von Fett während der Handhabung die Genauigkeit der Wägung reduziert, wurden zur Einschätzung des Wägefehlers auch leere Mägen einer identischen Prozedur unterzogen. Die Wägungen von 1150 leeren Herings- und 938 Sprottmägen erbrachten die in Tab. 8 dargestellten theoretischen mittleren Mageninhaltsgewichte. Wie aus der Tabelle zu erkennen ist, ist der absolute Wägefehler offensichtlich nicht von der Dauer der Konservierung bis zur Bearbeitung der Proben abhängig, wohl aber von der mittleren Länge der bearbeiteten Fische. Für den Sprott deutet sich weiterhin eine inverse Beziehung zwischen dem mittleren Grad der Fettanlagerung und dem Wägefehler an, was sich aus einer höheren Genauigkeit nach Entfernung von größeren Fettmengen erklärt. Insgesamt dürfte die Hauptursache der Variabilität in der Wägegenauigkeit in den unterschiedlichen Bearbeitern zu suchen sein. Da nicht für jeden Probennahmetermin entsprechende Kontrollwägungen durchgeführt werden konnten, wurde das theoretische mittlere Mageninhaltsgewicht der leeren Mägen ohne Berücksichtigung einer Längenabhängigkeit bestimmt. Die mittleren Mageninhaltsgewichte wurden dann entsprechend der mittleren Überschätzung korrigiert (siehe Kapitel 4.3.1).

4.2.2 Fischeier, -larven und Klein-Fische in den Mägen

Bei der Analyse der Mageninhalte von Hering und Sprott wurden die Anzahlen an Fischeiern, Larven und Klein-Fischen in maximal 10 Mägen pro Längenklasse aus einem Fischereihol bestimmt. Die Identifizierung von Eiern der verschiedenen Fischarten erfolgte anhand von morphologischen Attributen und über Bestimmungen der Eisdurchmesser (Heinen 1912, Kändler 1944, Mielck & Künne 1935 und Müller & Bagge 1984). Soweit der Verdauungszustand dies zuließ, erfolgte bei eindeutig artmäßig zugeordneten Eiern eine Messung des Durchmessers auf 0.05 mm Genauigkeit mit Hilfe eines mit Meßokular ausgerüsteten Binokulars. Dabei wurde keine Korrektur für die im Konservierungsmittel Formaldehyd zu erwartende Schrumpfung vorgenommen. Für die Mehrzahl der Probennahmeterminen wurde außerdem eine Klassifizierung der Entwicklungsstadien nach einer Skala von Thompson & Riley (1981) mit 6 verschiedenen Stadien durchgeführt. Das älteste Eistadium V trat dabei in den Mägen nicht auf, da der Schlupf von Dorsch und Sprott unter den hydrographischen Bedingungen im Bornholm Becken bereits mit dem Stadium IV erfolgt (Wieland et al. in Druck). Fischeier, bei denen die Verdauung bereits fortgeschritten war, wurden in Eihüllen und weniger weit verdaute, aber unidentifizierbare Eier getrennt. Wenn sehr hohe Eianzahlen pro Magen auftraten, wurde der Mageninhalt geteilt und lediglich 25 oder 50% durchsortiert und anschließend hochgerechnet. Bei der Unterscheidung von Sprott- und Flundereiern kam es bei Mageninhalten aus den Monaten März bis Mai häufiger zu Identifizierungsproblemen. Die Anzahlen der aus diesem Grunde eingerichteten Kategorie Sprott- oder Flunderei wurden entsprechend der eindeutig identifizierten Anteile beider Arten hochgerechnet.

Die auftretenden Fischlarven und Jungfische wurden, soweit der Verdauungszustand dies zuließ, ebenfalls nach Arten getrennt, wobei die Bestimmung nach Ehrenbaum & Strodtmann (1904), Heinen (1912) und Halbeisen (1988) erfolgte. Eine Trennung der in Heringsmägen häufiger anzutreffenden Gobiiden nach Arten erfolgte jedoch nicht. Wenn der Verdauungszustand es zuließ, wurden die Totallängen der Larven und Fische auf den unteren mm bestimmt. Die ursprüngliche Totallänge bereits weit verdauter Individuen wurde auf den unteren halben cm geschätzt. Wie bei den Fischeiern erfolgte keine Korrektur der durch die Konservierung zu erwartenden Schrumpfung. Bei fortgeschrittener Verdauung bildeten mehrere gefressene Fischlarven häufig ein Knäuel, wodurch die genaue Bestimmung der Anzahlen erschwert wurde. In diesen Fällen wurde die Anzahl auf Basis der gezählten Augenpaare ermittelt.

4.2.3 Meso- und Makrozooplankton in den Mägen

Um eine möglichst große Anzahl an Magenproben in Hinblick auf das Auftreten von Fischeiern, -larven und Jungfischen durcharbeiten zu können, wurde die Analyse des restlichen Mageninhaltes auf ein Minimum beschränkt. Dabei wurde der Volumenanteil von taxonomischen Großgruppen am jeweiligen Mageninhalt geschätzt und das Mageninhaltsgewicht (siehe Kapitel 4.2.1) entsprechend auf die Nahrungsgruppen aufgeteilt. Die berücksichtigten taxonomischen Großgruppen sind:

- Copepoda
- Cladocera
- Mysidacea
- Amphipoda
- Cumacea
- Polychaeta
- Pisces unterschieden in:
 - Fischeier
 - Fischlarven
 - Klein-Fische
- Sonstiges
- Unidentifizierbares

In die Kategorie Sonstiges entfallen seltene Crustacea, wie *Crangon crangon*, aber auch Bivalvia-Larven, Appendicularia, Insecta und Fischschuppen. Auftretendes anorganisches Material und Parasiten wurden aufgrund ihrer insgesamt geringen Bedeutung weder aus dem Mageninhaltsgewicht herausgerechnet noch als Nahrung berücksichtigt. Der nicht identifizierbare Anteil am Mageninhalt wurde in einer eigenen Kategorie "Unidentifizierbares" zusammengefaßt.

Die Klassifizierung des Verdauungsgrades erfolgte, für jede taxonomische Großgruppe getrennt, nach folgender Skala:

1. frisch aufgenommene Nahrung, praktisch unverdaut,
2. Nahrung zeigt erste Verdauungsspuren, aber Individuen sind intakt,
3. Nahrung ist stark angedaut, bei Crustaceen ist das Exoskelet noch intakt aber der Inhalt z.T. schon verdaut, bei Polychaeten und Pisces ist die Körperwand in Auflösung begriffen bzw. schon aufgelöst,
4. unidentifizierbare, weit verdaute Reste.

Im Gegensatz zu den Großgruppen an Meso- und Makrozooplankton wurden Organismen des Makrozooplanktons, mit Ausnahme der häufig sehr weit verdauten Polychaeten, auch zahlenmäßig erfaßt.

4.3 Auswertung

Im folgenden Kapitel werden Methoden der Auswertung zu folgenden Aspekten dargestellt:

- Bestimmung der mittleren Nahrungsmengen und Zusammensetzungen, (4.3.1)
- Beschreibung von Nahrungspräferenz und -selektion, (4.3.2)
- Quantifizierung von Tagesrationen einzelner Individuen, (4.3.3)
- Bestimmung von Populationsgrößen an Hering und Sprott im Bornholm Becken, (4.3.4)
- Abschätzung des täglichen Wegfraßes an Jugendstadien von Dorsch und Sprott durch die Populationen, (4.3.5)
- Vergleich von täglichen Konsumptionen durch die Populationen mit in-situ Abundanzen und Tagesproduktionen, (4.3.5)
- Analyse der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott, (4.3.6)
- Korrelationsanalysen zur Abhängigkeit der Rekrutierung des Dorsches von den Hering- und Sprottpopulationen. (4.3.7)

Die im Folgenden angesprochenen statistischen Tests wurden mit dem Programmpaket "Statgraphics Plus, Version 6" der Firma Manugistics Inc. durchgeführt. Die begleitend verwendete Literatur umfaßte Beiträge von Lozan (1991), Sachs (1984), Rohlf & Sokal (1981) und Sokal & Rohlf (1981). Die Multispecies VPA in der Version von 1992 (Anon. 1992a) wurde im Internationalen Rat für Meeresforschung (ICES) in Kopenhagen auf einer "Workstation" unter UNIX gerechnet, während die Single-species VPA mit der "Virtual Population Analysis, Version 3.0" des MAFF Directorate of Fisheries Research, Lowestoft (Darby & Flatman 1992) unter MSDOS bzw. Windows auf eigenen PC's durchgeführt wurde.

4.3.1 Mittlere Nahrungsmenge und Zusammensetzung

Als erster Arbeitsschritt wurde überprüft, ob die Faktoren Tageszeit, Individuallänge und Wassertiefe an der Probennahmeposition signifikante Auswirkungen auf die Mageninhalte (in g Naßgewicht und Anzahlen an Fischeiern) haben und daher bei der Berechnung mittlerer Mageninhalte berücksichtigt werden müssen. Das Datenmaterial erlaubte keinen Einsatz verteilungsabhängiger statistischer Testverfahren. Aus diesem Grunde wurde auf den parameterfreien H-Test von Kruskal & Wallis zurückgegriffen, mit dem in Form eines gestaffelten Tests der Einfluß eines Faktors nach Eliminierung der anderen Faktoren untersucht wurde.

Der Einfluß der Tageszeit wurde an Ergebnissen von jeweils 2 zusammengefaßten Längenklassen aus 24-Std. Fischereien untersucht, in denen die horizontale Variabilität weitgehend ausgeschlossen sein sollte. Tageszeiten aus 24-Std. Fischereien mit hohen Werten für die Mageninhalte wurden zusammengefaßt soweit der Nemenyi-Test keine signifikanten Unterschiede aufzeigte. Innerhalb dieser Gruppe wurde der Einfluß des Faktors Individuallänge mit dem H-Test und anschließend mit dem Nemenyi-Test untersucht. Zur Untersuchung auf eine Abhängigkeit des Mageninhaltes von der Wassertiefe der Probennahmestation konnten für den Hering Werte von 4 und für den Sprott von 5 verschiedenen Forschungsreisen verwendet werden. Die Stationen wurden entsprechend ihrer mittleren Wassertiefe in Gruppen mit der Abstufung < 80 m, 80-90 m und > 90 m eingeteilt. Zur Berücksichtigung der Abhängigkeit des Mageninhaltes von der Tageszeit wurden nur in der zweiten Hälfte des Tages beprobte Stationen einbezogen. Die Abhängigkeit des Mageninhaltes von der Größe der Fische wurde berücksichtigt, indem jeweils zwei Längengruppen pro Art gebildet wurden (< und \geq 22 cm beim Hering sowie < und \geq 12 cm beim Sprott).

Als Konsequenz der durchgeführten Rangvarianzanalysen wurde bei Berechnung der mittleren Nahrungszusammensetzung neben der Tageszeit (Anhangstab. 2 und 3) die Räuberlänge als Einflußfaktor berücksichtigt (Anhangstab. 4 und 5), aber auf eine Tiefenstratifizierung verzichtet (Anhangstab. 6). Für die Gesamt-Mageninhalte, die Gewichte der taxonomischen Großgruppen und die Anzahlen an Fischeiern, -larven und Klein-Fischen wurden je Längenklasse arithmetische Mittelwerte über alle während und außerhalb der Freßperiode (Sonnenauf- bis Sonnenuntergang) abgedeckten Stationen einer Forschungsreise gebildet. Die für die Gesamt-Populationen von Hering und Sprott repräsentativen Nahrungszusammensetzungen für jeden Probennahmetermin wurden dann auf Basis der Werte je Längenklasse und der ermittelten Längenhäufigkeiten beider Arten als gewogene Mittelwerte bestimmt. Abschließend erfolgte die Korrektur der Nahrungsgewichte entsprechend der mittleren Überschätzung des Mageninhaltsgewichtes von 0.035 g für den Hering und 0.014 g für den Sprott (siehe Kapitel 4.2.1). Der Standardfehler der gewogenen Gesamt-Mittelwerte leitet sich über die Fehlerfortpflanzung aus den Standardfehlern der Mittelwerte in den einzelnen Längenklassen ab. Als Voraussetzung zur Abschätzung von täglichen Nahrungsrationen wurde der nicht bis zur Art bestimmbare Anteil an Fischeiern, -larven und Klein-Fischen entsprechend dem Verhältnis der bestimmbaren Anzahlen für jeden Probennahmetermin hochgerechnet.

4.3.2 Nahrungsangebot und -selektion

Zur Beschreibung des Nahrungsangebotes stehen aus allen horizontal auflösenden Planktonfängen die Abundanzwerte für Dorscheier (Wieland in Vorb.) zur Verfügung. Entsprechende Daten für Eier der Sprotte, Flunder und Seequappe (*Enchelyopus cimbrius*) liegen nur für einige Monate des Jahres 1988 vor. Abundanzwerte für Fischlarven der entsprechenden Arten wurden für die Jahre 1987-89 (Zuzarte unveröfftl.), den Mai/Juni 1990 (Möllmann & Voss in Vorb.) und den August 1991 (Grønkjaer in Vorb.) ermittelt. Die Vertikalverteilung wurde für Dorscheier auf allen durchgeführten Dauerstationen bestimmt (Wieland 1989b, Wieland & Zuzarte 1991 und Wieland in Vorb.). Für die Eier der Sprotte und die Larven von Dorsch und Sprott können vertikal-auflösende Verteilungsdaten aus den Jahren 1987-1990 (Wieland & Zuzarte 1991, Zuzarte unveröfftl.) sowie vom Juli 1991 (Gonzalez-Balzar 1994, Grønkjaer in Vorb.) zum Vergleich herangezogen werden. Kenntnisse zur Vertikalverteilung des Mesozooplanktons liegen nur für das Jahr 1987 vor (Müller & Zuzarte 1989).

In der vorliegenden Arbeit wurde als erster Schritt zur Identifizierung einer Nahrungsselektion bzw. einer unterschiedlichen räumlichen Einordnung verschiedener Nahrungstaxa eine Rangkorrelationsanalyse nach Spearman mit Mageninhaltsgewichten an taxonomischen Großgruppen und Anzahlen an Fischeiern, Larven und Klein-Fischen durchgeführt. Die Analyse erfolgte auf Basis der im Laufe der täglichen Freßperiode gesammelten Einzelmägen eines Probennahmetermins. Signifikante negative Korrelationen zwischen zwei Nahrungsgruppen deuten auf eine gezielte Selektion von bevorzugter Beute durch einzelne Individuen oder eine unterschiedliche vertikale/horizontale Verteilung der Nahrungsorganismen hin.

Der nachfolgende Vergleich von saisonalen Trends in der Entwicklung des Zooplanktonbestands und der Zusammensetzung der Nahrung von Hering und Sprott basiert auf unveröffentlichten Daten der "Baltic Marine Environment Protection Commission" aus dem "Baltic Monitoring Programme" (BMP). Im Bereich des Bornholm Beckens wird lediglich eine Monitoring Station (BMPK2 auf 55°15.00 N. und 15°59.00 O.) regelmäßig beprobt. Es stehen daher keine Informationen zur Horizontalverteilung des Zooplanktons zur Verfügung. Mit der standardmäßig eingesetzten Fangmethode (Vertikalhols über den Tiefenbereich 0-55 und 55-85 m mit einem WP-2 Netz mit 0.1 mm Maschenweite) wird sowohl das Makrozooplankton als auch das Ichthyoplankton nicht quantitativ erfaßt. Selektionsberechnungen beschränken sich deshalb auf die wichtigsten taxonomischen Großgruppen im Mesozooplankton. Als Selektionsmaß wurde der Index nach Shorigin verwendet. Er setzt den prozentualen Anteil einer Beute in der Nahrung zum prozentualen Auftreten der Beute im Nahrungsangebot ins Verhältnis (Berg 1979). Werte < 1 werden als negative Selektion, Werte > 1 als positive Selektion gewertet. Die relative Nahrungszusammensetzung wurde aus den Gewichtsanteilen von Copepoden und Cladoceren in der Nahrung errechnet. Als Beuteangebot fanden die entsprechenden anzahlmäßig erfaßten Zooplanktonabundanzen auf der Monitoring Station BMPK2 (55-85 m Wassertiefe) in jedem Probennahmemonat Verwendung. Fehlende Datensätze im Nahrungsangebot im Mai und Juli 1988 und August 1991 wurden durch Interpolation zwischen den vorausgehenden und nachfol-

genden Probennahmemonaten ermittelt. Der Vergleich von Mengenanteilen nach Gewicht und Anzahl setzt voraus, daß Copepoden und Cladoceren keine signifikant unterschiedlichen Individualgewichte aufweisen. Laut Hernroth et al. (1985) liegt das Individualgewicht (Naßgewicht) von adulten *Pseudocalanus elongatus* bei 30-50 µg und von Copepodidstadien IV und V bei 20 µg, Ausgehend von einer Körperlänge von 0.4-0.9 mm von *Evadne nordmanni*, *Bosmina coregoni maritima* und *Podon spp.* liegen die von Hernroth et al. (1985) angegebenen Individualgewichte bei 15-70 µg, was den mittleren Gewichten von *Pseudocalanus elongatus* im Mittel entsprechen dürfte.

Vertikale Änderungen in der Zusammensetzung des Mesozooplanktons werden nur grob beschreibend mit Änderungen in den Nahrungszusammensetzungen von Hering und Sprott in unterschiedlichen Wassertiefen verglichen. Als Basis dienen Ergebnisse aus Multi-Schließnetzfangen aus dem Jahre 1987 (Müller & Zuzarte 1989), die nur bedingt mit den Mageninhalten aus den pelagischen Schleppnetzfangen von 1988-1993 vergleichbar sind.

Für das Ichthyoplankton als Nahrungsangebot liegen aus dem Gesamtprojekt umfangreichere, meist noch unveröffentlichte Vergleichsdaten (Wieland und Zuzarte 1991, Gonzalez-Balzar 1994, GrønkJaer in Vorb., Möllmann & Voss in Vorb., Wieland in Vorb., Zuzarte unveröfftl.) zur Beschreibung der saisonalen Trends in den Abundanzen sowie der Vertikal- und Horizontalverteilung vor, die hier für den Vergleich mit der Zusammensetzung der Nahrung herangezogen werden.

Für Fischeier wurde der prozentuale Anteil am mittleren Mageninhalt für jeden Probennahmetermin in Relation gesetzt zum entsprechenden Anteil am Nahrungsangebot. Unter der Voraussetzung, daß alle gefressenen Mesozooplankter ein mittleres Naßgewicht von 30 µg aufweisen (siehe oben), wurden die mittleren Anzahlen an Copepoden und Cladoceren aus den Mageninhaltsgewichten der taxonomischen Großgruppen berechnet und zusammen mit den Anzahlen an Fischeiern in den Mägen mit dem Nahrungsangebot in 55-85 m Tiefe verglichen. Da nur z.T. Gesamt-Abundanzen an Fischeiern im Nahrungsangebot zu unterschiedlichen Probennahmeterminen vorlagen, wurde die notwendige Konzentration an Eiern für eine neutrale Selektion (nach dem Shorigin-Index) berechnet und mit vorliegenden Informationen über Konzentrationen (aus Multi-Schließnetzfangen) im Nahrungsangebot unterhalb der Haloklinen verglichen.

Weiterhin wurden Vergleiche von mittleren Dichten an Fischeiern pro m³ auf den Fischereistationen (aus vertikal integrierenden Probennahmen mit dem Bongo-Netz) und mittleren Anzahlen in den Mägen von Hering und Sprott durchgeführt. Dabei fanden Probennahmeterminen Berücksichtigung, für die Anzahlen an Fischeiern unterschiedlicher Arten pro m³ vorlagen, d.h. März, April und August 1988. Außerdem wurden Monate am Ende der Laichsaison des Dorsches einbezogen, auch wenn bisher lediglich die Dorscheikonzentrationen ermittelt werden konnten. Dies erfolgte unter der Annahme, daß Dorscheier im August den Hauptteil der Fischeier im Plankton bilden (siehe Kapitel 5.2.1.2). Auch der Juli 1991 fand Berücksichtigung, da davon ausgegangen wurde, daß der überwiegende Anteil der Sprotteier zu diesem Termin oberhalb von 50 m Wassertiefe auftrat (siehe Kapitel 5.2.1.2) und somit die Nah-

rungsselektion der Heringe und Sprotten kaum beeinflußt haben kann. Die für den Vergleich relevante mittlere Konzentration an Fisch- bzw. Dorscheiern im Beuteangebot wurde für jeden Probennahmetermin auf folgende Weise bestimmt: allen während der täglichen Freßperiode beprobten Fischereistationen wurden eine oder in Zweifelsfällen mehrere Planktonstationen zugeordnet und nur diese anschließend in die Berechnung der mittleren Eianzahlen pro m^3 einbezogen. Wenn mehrere Fischereihols auf einer Planktonstation durchgeführt worden waren, erfolgte eine am Probenumfang gewichtete arithmetische Mittellung der Anzahl Fischeier in den Mägen. Die Zuordnung der Bongo- und Fischereistationen sind den Anhangstab. 7 und 8 zu entnehmen. Neben dem Vergleich von mittleren Eikonzentrationen im Beuteangebot und in der Nahrung für jeden Probennahmetermin erfolgte außerdem ein Vergleich von Eikonzentrationen auf den einzelnen Fischereipositionen und den entsprechenden Mageninhalten (Anhangstab. 7 und 8). Zur Berücksichtigung der stationspezifischen, d.h. in erster Linie der tageszeitspezifischen Freßaktivität, wurden die Vergleiche mit einer mittleren Anzahl Fischeier pro g Mageninhalt durchgeführt.

Auch der mögliche Einfluß des Entwicklungsstadiums bzw. eine unterschiedliche Sichtbarkeit der Eier auf die Selektion wurde durch Vergleich der Häufigkeiten im Angebot und im Magen überprüft. Da lediglich geringe Anzahlen an klassifizierbaren Dorscheiern in den Mägen von Sprotten auftraten (Tab. 9), konnte der Vergleich nur für den Hering für einzelne Probennahmeterminen durchgeführt werden. Für den Sprott erfolgte er über alle Probennahmeterminen gemittelt. Ein entsprechender Vergleich für Sprotteier konnte auf Basis der unterschiedlichen Eistadien in den Plankton-Aufnahmen aus dem März, April und Mai 1988 durchgeführt werden.

Tab. 9 Anzahl an analysierten Mägen, an insgesamt identifizierten Fischeiern, bis zur Art identifizierten Eiern und in Entwicklungsstadien klassifizierte Dorscheiern zu den verschiedenen Probennahmeterminen.

Monat	Hering				Sprott			
	Anzahl Mägen	Anzahl Fischeier	identif. bis zur Art	Dorscheier Stadien	Anzahl Mägen	Anzahl Fischeier	identif. bis zur Art	Dorscheier Stadien*
Juli 1987	148	519	436	122	-	-	-	-
März 1988	598	5532	311	-	539	2675	124	19
April 1988	193	526	281	-	200	5626	31**	27
Mai 1988	261	1015	418	-	97	498	8	3
Juli 1988	233	1236	619	-	87	234	2	0
August 1988	165	734	241	-	86	5	0	0
Juni 1990	562	6089	478	113	506	26441	344	7
April 1991	283	4106	534	64	355	8931	89	12
Mai 1991	474	16026	719	117	526	17468	162	22
Juli 1991	473	7286	708	255	535	6325	80	22
August 1991	461	860	121	101	326	21	4	0

* zusätzlich wurden 66 Dorscheier aus 24 Std. Fischereien im April und Mai 1992 einbezogen

** Trennung von Fischeiern in unterschiedliche Arten auf Basis von Messungen der Eidurchmesser

Für 0-Gruppen Individuen lassen sich auf Basis der eigenen Probennahmen keine zuverlässigen quantitativen Aussagen ableiten. Als eine Möglichkeit zur Abschätzung von Abundanzen wurden Ergebnisse der MSVPA herangezogen.

4.3.3 Tägliche Nahrungsrationen einzelner Hering und Sprot

Tägliche aufgenommene Rationen an Fischeiern pro Hering und Sprot wurden auf Basis von Magenentleerungsraten für die Gesamt-Nahrung und der darin enthaltenen Fraktion an Fischeiern bestimmt. Eine Abschätzung der täglich aufgenommenen Anzahlen an Fischlarven und Klein-Fischen erfolgte aufgrund der geringeren Datenbasis lediglich über mittlere Verdauungszeiten.

4.3.3.1 Fischeier und Gesamt-Nahrung basierend auf Magenentleerungsraten

Das von Tyler (1970) und Jones (1974) vorgeschlagene allgemeine Modell der Magenentleerung geht davon aus, daß die Entleerungsrate (dS/dt) in Abhängigkeit vom Mageninhalt (S) über folgende Funktion beschrieben werden kann:

$$dS/dt = - R * S^B$$

mit: B : Exponentieller Koeffizient
 R : Konstante, abhängig von der Umgebungstemperatur, der Nahrung, dem Gewicht des Räubers und anderen Faktoren

Laut Temming & Andersen (1992) wird die Form der Magenentleerungskurve definiert über den Exponenten B mit:

- $B < 0$: gekrümmte konvexe Kurve mit ansteigender negativer Steigung
- $B = 0$: linearer Verlauf mit konstanter negativer Steigung
- $0 < B < 1$: gekrümmte konkave Kurve mit abfallender negativer Steigung
- $B = 1$: exponentielle Abnahme
- $B > 1$: gekrümmte konkave Kurve mit abfallender negativer Steigung, wobei die Abhängigkeit der Entleerungsrate vom Mageninhalt ausgeprägter ist als im exponentiellen Fall

Die integrierte Form der Funktion, mit Ausnahme des Falles $B = 1$, lautet:

$$S_t = [S_0^{(1-B)} - R * (1-B) * t]^{1/(1-B)}$$

mit: S_t : Mageninhalt zum Zeitpunkt t
 S_0 : Mageninhalt zu Beginn der Verdauung
 t : Index für den Zeitraum seit Beginn der Verdauung

Die Bestimmung des Exponenten (B) und der Konstanten (R) erfolgte in der vorliegenden Arbeit über den Verlauf des mittleren Mageninhaltes in den durchgeführten 24-Std. Fischereien (nach Beendigung der Freßaktivität) und Hälterungsexperimenten (Tab. 5 und 6). Aus der Abnahme der Mediane des Mageninhaltes von einem Probenahmezeitpunkt zum nächsten wurden Entleerungsraten berechnet. Der Median wurde aus zwei Gründen dem arithmetischen Mittel vorgezogen:

- der steigende Anteil an Nullwerten der Mageninhalte in den Experimenten und 24-Std. Fischereien beeinflusst das arithmetische Mittel des Mageninhaltes durch Abflachung der Entleerungsraten (Olson & Mullen 1986). Mediane größer Null bleiben dagegen von diesem Effekt unbeeinflusst
- die Sensitivität des Medians auf Ausreißer in den Mageninhalten ist deutlich geringer als bei arithmetischen Mittelwerten

Entsprechend einer von Temming & Köster (1990) vorgeschlagenen Methode wurden die für Mediane größer Null berechneten Entleerungsraten nach logarithmischer Transformation gegen den transformierten zugehörigen mittleren Mageninhalt (arithmetisches Mittel der Mediane) als unabhängige Variable aufgetragen und eine lineare Regression berechnet. Während der Exponent (B) als Steigung der Regressionsgeraden geschätzt wird, entspricht der anti-log des Achsenabschnittes der Konstanten (R).

Aufgrund einer in allen Hälterungsexperimenten beobachteten verlangsamten Verdauung zu Beginn der Experimente, die Köster et al. (1990) mit dem Fang- und Handhabungsstress erklärten, wurde das erste Intervall aus der Parameterschätzung generell ausgeschlossen. Von den 24-Std. Fischereien wurden lediglich solche Intervalle nach Sonnenuntergang einbezogen, die eine Abnahme im mittleren Mageninhalt und keine überwiegend frisch aufgenommene Nahrung aufwiesen. Die Größenabhängigkeit der Magenentleerung fand Berücksichtigung, indem lediglich Heringe der mittleren Längenklassen 20-24 cm und Sprotten der Längenklassen 12-15 cm in die Analyse einbezogen wurden.

Das allgemeine Modell der Magenentleerung wurde bisher ausschließlich auf Mageninhalte in Gewichtseinheiten angewendet. Da Mageninhaltsgewichte an Fischeiern nur auf Basis von Volumenschätzungen vorliegen, die insbesondere bei nicht in großen Mengen auftretenden Nahrungskomponenten relativ ungenau sind, fanden zwei verschiedene Ansätze Anwendung:

- direkte Verwendung von Fischeianzahlen im allgemeinen Modell der Magenentleerung
- Bestimmung von Entleerungsraten des Gesamt-Mageninhaltes und Annahme gleicher Verdauungsraten für Fischeier und andere Nahrung

Bei der ersten Methode wird davon ausgegangen, daß sich die Magenentleerung von Fischeiern in Anzahlen durch die allgemeine Entleerungsfunktion ausreichend genau beschreiben läßt. Außerdem wird angenommen, daß die Entleerungsrate von Fischeiern nur von der Anzahl der Eier im Magen, nicht aber von der Menge anderer

Nahrung abhängt. Die Annahme einer identischen Entleerungsrate von Fischeiern und restlichem Mageninhalt in der zweiten Methode geht im Gegensatz dazu von einer Abhängigkeit der Entleerung vom Gesamt-Mageninhalt aus. Beiden Methoden gemeinsam ist die Annahme, daß die Magenentleerung von Eiern unterschiedlicher Fischarten nicht signifikant verschieden ist.

Nach erfolgter Bestimmung des Exponenten und der Konstanten können nach Pennington (1985) Freßraten pro Stunde (F_h) innerhalb der Freßperiode folgendermaßen bestimmt werden:

$$F_h = R * \overline{S^B} + (S_t - S_0) / T$$

mit $\overline{S^B}$: Mittelwert der mit B potenzierten einzelnen Mageninhalt
 S_t : mittlerer Mageninhalt am Ende der Freßperiode
 S_0 : mittlerer Mageninhalt zu Beginn der Freßperiode
 T : Dauer der Freßperiode in Std.

Entsprechend lassen sich Tagesrationen (F_T) bestimmen als:

$$F_T = R * \overline{S^B} * T + S_t - S_0$$

Ausgehend von einer gleichmäßigen Beprobung der Freßperiode, erfolgte die Berechnung von mittleren S^B -Werten auf Basis der Einzelmägen, d.h. jeder Mageninhalt wurde mit dem bestimmten Exponenten (B) potenziert. Anschließend wurde für jede Längenklasse ein arithmetisches Mittel gebildet und abschließend entsprechend der Längenhäufigkeiten ein gewogenes arithmetisches Mittel für jeden Probennahmetermin errechnet (siehe Kapitel 4.3.1). Die Beschreibung des diurnalen Freßrhythmus aus den Ergebnissen der durchgeführten 24-Std. Fischereien ermöglichte die Bestimmung der Dauer der Freßperiode (T) zu verschiedenen Jahreszeiten. Der mittlere Mageninhalt zu Beginn der täglichen Freßperiode (S_0) wurde ebenfalls auf Basis der durchgeführten 24-Std. Fischereien als arithmetisches Mittel der Abweichungen des Mageninhaltes 2 Stunden vor und nach Beginn der Freßperiode in Relation zu den jeweiligen Mittelwerten im Laufe der Freßperiode bestimmt. Der mittlere Mageninhalt am Ende der Freßperiode (S_t) wurde entsprechend aus den mittleren Mageninhalten im Zeitraum 2 Stunden vor und nach Sonnenuntergang geschätzt.

Während bei der ersten Methode die Anzahlen an Fischeiern Basis der durchgeführten Abschätzungen von Freßraten waren, wurde bei der zweiten Methode die Tagesration an Gesamt-Nahrung in Gewichtseinheiten bestimmt. Eine Korrektur, entsprechend des Wägefehlers, erfolgte nach Berechnung von mittleren S^B -Werten, indem der mit B potenzierte Korrekturwert (siehe Kapitel 4.3.1) von den mittleren S^B -Werten subtrahiert wurde. Unter der Annahme, daß der Quotient aus täglicher Nahrungsration an Fischeiern und der mittleren Anzahl an Fischeiern pro Magen dem entsprechenden Quotienten aus täglicher Gesamt-Nahrungsration und dem mittleren Mageninhalt in

Gewichtseinheiten entspricht, erfolgte die Bestimmung der Tagesrationen an Fischeiern (F_e) über:

$$F_e = S_e * F_a / S_a$$

mit S_e : mittlere Anzahl an Fischeiern pro Magen
 F_a : tägliche Gesamt-Nahrungsration in g
 S_a : mittlerer Mageninhalt in g

4.3.3.2 Fischeier, -larven und Klein-Fische basierend auf Verdauungszeiten

Die Bestimmung von mittleren Verdauungszeiten von Fisch-Jugendstadien in den Mägen von Hering und Sprott erfolgte auf Basis des Datenmaterials aus den 24-Std. Fischereien und den Hälterungsexperimenten, soweit Fischeier, -larven und Klein-Fische in ausreichenden Anzahlen angetroffen wurden (Tab. 5 und 6). Im Gegensatz zur Abhängigkeit der Entleerungsrate vom Mageninhalt im allgemeinen Modell der Magenentleerung nach Tyler (1970) und Jones (1974) wird in diesem Ansatz davon ausgegangen, daß die Verdauungszeit unabhängig von der Magenfüllung und damit konstant ist.

Zur Abschätzung der mittleren Verdauungszeiten wurden die Anteile der nach Abschluß der Freßperiode noch vorhandenen Anzahlen von Beuteobjekten (Fischeier: Median, Fischlarven und Klein-Fische: arithmetisches Mittel) gegen die jeweils verstrichene Verdauungszeit aufgetragen und eine lineare Regression berechnet. Der Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der X-Achse lieferte die gesuchte mittlere Verdauungszeit. Unter der Annahme einer konstanten Freßrate und zufällig verteilten Probennahmen während der Freßperiode läßt sich die tägliche Nahrungsration (F_T) dann folgendermaßen schätzen:

$$F_T = S_{i \rightarrow D} + \sum_{i=D}^n S_i * (T / n) / D$$

mit $S_{i \rightarrow D}$ mittlere Anzahl Nahrungspartikel kurz vor Erreichen von D
 S_i : mittlere Anzahl Nahrungspartikel zum Zeitpunkt i
T: Dauer der täglichen Freßperiode in Std.
n: Anzahl der durchgeführten Fischereihols pro Freßperiode
D: Verdauungszeit in Std.

Bei diesem Ansatz wird davon ausgegangen, daß vom Start der Freßperiode bis kurz vor Erreichen des Zeitpunktes, an dem die ersten aufgenommenen Nahrungspartikel verdaut sind, alle Partikel identifizierbar bleiben. Es wird also angenommen, daß eine Probennahme kurz vor Erreichen der Sichtbarkeitsgrenze die bis zu diesem Zeitpunkt aufgenommene Nahrung komplett enthält. Für den restlichen Zeitraum der Freßperiode ergibt sich die aufgenommene Nahrung als Summe der mittleren Partikelanzahlen pro

Hol multipliziert mit einem Faktor, der angibt, wie oft Nahrungspartikel bei der vorliegenden Probennahmefrequenz und Verdauungszeit doppelt erfaßt wurden.

Davon ausgehend, daß die Verdauungszeit von Ichthyoplankton deutlich kürzer ist als die Freßperiode, vereinfacht sich die Gleichung auf:

$$F_T = S * T / D$$

mit S: mittlere Anzahl an Nahrungspartikeln während der Freßperiode

Dieses entspricht der von Bajkov (1935) vorgeschlagenen Funktion, wobei in der Originalversion eine kontinuierliche Nahrungsaufnahme, d.h. $T = 24$ Std. angenommen wurde.

4.3.3.3 Simulationsrechnungen

Zur Überprüfung der Sensitivität der auf Verdauungszeiten basierenden Methode zur Abschätzung von täglichen Rationen an Fischeiern (oder auch anderer Nahrungspartikel) in ihrer Original- und in der vereinfachten Version, wurden Simulationsrechnungen mit unterschiedlichen Verdauungszeiten und variierten Freßraten durchgeführt. Dabei wurden über eine Freßperiode von 12 Stunden mit konstanter Freßrate bzw. linear- und parabelförmig-ansteigender Freßrate Fischeier konsumiert, mit einer Verdauungszeit von 2, 4, 6 und 8 Stunden verdaut und alle 2 Stunden "Proben" entnommen. Die Wahl von linear und parabelförmig ansteigenden Freßraten erfolgte aufgrund des festgestellten Anstieges der Änderungsraten des mittleren Mageninhaltes an Fischeiern zu Beginn der Freßperiode in den durchgeführten 24-Std. Fischereien. Neben dem Verlauf des Mageninhaltes über die Zeit wurden die insgesamt konsumierten Anzahlen mit den Schätzungen der beiden Methoden verglichen. Um den Effekt einer Abnahme der Freßaktivität im Laufe der Freßperiode zu simulieren, wurden zusätzliche Berechnungen mit nach 6 und 9 Stunden linear und parabelförmig abfallenden Freßraten bzw. vollständig eingestellter Nahrungsaufnahme durchgeführt. Zur vergleichenden Beurteilung, welches Modell bei welcher Entwicklung der Freßaktivität im Laufe der Freßperiode einen realistischen Verlauf des Mageninhaltes an Fischeiern bzw. anderen Nahrungspartikeln generiert, wurden Simulationsrechnungen mit konstanter, linear- und parabelförmig-ansteigender Freßrate über eine 8-stündige Freßperiode durchgeführt. Die Simulationen mit der integrierten Form des allgemeinen Modelles erfolgten mit dem für die Magenentleerung von Fischeiern in Sprotten bestimmten Exponenten B und der Konstanten R. Im Vergleichsmodell wurde eine konstante Verdauungszeit von 5 Std. für Fischeier angenommen. Dies entspricht in der Größenordnung der mittleren Verdauungszeit von Fischeiern in Sprottmägen. Unter der Annahme, daß nach einer Verdauungszeit von 1 Std. keine Identifizierung von Fischeiern mehr möglich ist und nach weiteren 3 Std. nur noch Eihüllen vorliegen, wurde weiterhin die Zusammensetzung des Mageninhaltes an identifizierbaren und unidentifizierbaren Eiern und Eihüllen simuliert.

4.3.4 Populationsgrößen von Hering und Sprott

Die Populationsgrößen von Hering und Sprott im zentralen Bornholm Becken im Verlauf der Laichzeiten von Dorsch und Sprott wurden auf Basis von Bestandsabschätzungen für die ICES Subdivision 25 ermittelt. Dabei wurden die mittels einer MSVPA für die gesamte zentrale Ostsee berechneten Bestände anhand von räumlichen Verteilungen aus Hydroakustik-Aufnahmen auf die berücksichtigten Subdivisionen aufgeteilt. Zusätzlich wurden als unabhängige Alternativen über Standard-VPA Läufe Bestandsgrößen für die Subdivision 25 direkt berechnet. Die saisonalen, räumlichen Verteilungen von Hering und Sprott innerhalb der Subdivision 25, ersichtlich aus Hydroakustik-Aufnahmen und eigenen Einheitsfängen, waren dann Basis der Ermittlung des Anteils der Population, der sich zu jedem Probennahmetermin im Bornholm Becken aufhält.

4.3.4.1 ICES Subdivision 25

Die im letzten Jahrzehnt von der ICES "Ad. hoc. Multispecies Assessment Working Group" und der "Baltic Multispecies Working Group" basierend auf Arbeiten von Helgason & Gislason (1979), Pope (1979) und Sparre (1980) entwickelte MSVPA, ist im Prinzip eine Erweiterung der traditionellen VPA nach Gulland (1965). Im Unterschied zur traditionellen VPA wird der exponentielle Koeffizient der natürlichen Sterblichkeit (M) in zwei Bestandteile und zwar die Rest- oder auch Residual-Mortalität (M1) und die Mortalität basierend auf Wegfraß (M2) zerlegt. Im Gegensatz zu der Residual-Mortalität, die wie bei einer VPA als Parameter geschätzt werden muß, wird die Wegfraßsterblichkeit über Mageninhaltsdaten der Räuber und deren Populationsgrößen innerhalb der MSVPA bestimmt. Die MSVPA besteht somit aus einer Reihe von parallel durchgeführten VPA-Läufe für die berücksichtigten Räuber- und Beutebestände. Dabei wird die MSVPA zur Berücksichtigung saisonaler Effekte auf Quartalsbasis durchgeführt. Die Abschätzung von M2 für die Altersklasse (a) der Beuteart (s) im Jahr (y) und Quartal (q) erfolgt über:

$$M2_{y,q,s,a} = \sum_j \sum_b N_{y,q,j,b} * R_{q,j,b} * \frac{G_{q,s,a,j,b}}{\sum_i \sum_d N_{y,q,i,d} * W_{y,q,i,d} * G_{q,i,d,j,b}}$$

- mit
- R: Nahrungsration des Räubers
 - N: mittlere Bestandsanzahl
 - W: mittleres Gewicht
 - G: Eignungskoeffizient
 - i,d: Index der Art i und Alter d
 - j,b: Index der Räuberart j und Alter b

wobei der Eignungskoeffizient (G) der Beuteart (s), Alter (a) im Jahr (y) und Quartal (q) in der Standard-MSVPA definiert ist als:

$$G_{y,q,s,a,j,b} = \frac{S_{y,q,s,a,j,b}}{N_{y,q,s,a} * W_{y,q,s,a}} \cdot \frac{\sum_i \sum_d \frac{S_{y,q,i,d,j,b}}{N_{y,q,i,d} * W_{y,q,i,d}}}{\sum_i \sum_d \frac{S_{y,q,i,d,j,b}}{N_{y,q,i,d} * W_{y,q,i,d}}}$$

mit S: Anteil der Beuteart (s und i) im Alter (a und d) am Gesamt-Mageninhalt der Räuberart (j), Alter (b) im Jahr (y) und Quartal (q)

Beutearten, für die keine altersspezifischen Fänge in Anzahlen vorliegen, die aber Beute von in der MSVPA berücksichtigten Räubern sind, werden in dem Modell normalerweise als konstante verfügbare Biomasse anderer Beute mit einbezogen. In der Praxis wird diese Biomasse als eine zusätzliche Art (j) mit nur einer Altersklasse (b) und einem mittleren Gewicht von 1 kg behandelt. Genauere Informationen zu den methodischen Grundlagen der MSVPA wurden von Gislason & Sparre (1987) zusammengestellt. Die Entwicklung seit 1987 ist den Arbeitsgruppenberichten der "Multispecies Assessment Working Group" (Anon. 1988, 1989, 1990a, 1991a und 1992b) zu entnehmen. Eine Zusammenfassung der biologischen Grundlagen der für die zentrale und westliche Ostsee entwickelten MSVPA ist bei Sparholt (1989) zu finden.

In der für die zentrale Ostsee durchgeführten MSVPA wurden die Eignungskoeffizienten nicht, wie in der Standard MSVPA, als Mittelwert über Jahre berechnet, sondern die einzelnen Terme, d.h. der Anteil der Beutearten am Gesamtmageninhalt des Räubers (j) und die entsprechenden Biomassen, wurden über die berücksichtigten Jahre aufsummiert (Anon. 1992a). Der durchgeführte MSVPA-Lauf basiert auf:

- Mageninhaltsdaten des Dorsches für 1977-1990; die Methodik der Aufbereitung der Datenbasis und die relativen Mageninhalte als Eingangswerte sind dargestellt in Sparholt (1993),
- Fang in Anzahlen pro Altersklasse von 1977-1992 für den Dorsch in Subdiv. 25-32, für den Hering in Subdiv. 25-27 und 28-29S und für den Sprott in Subdiv. 25-28 (Anhangstab. 9),
- vierteljährliche Nahrungsrationen des Dorsches aus Anon. (1992a),
- von Jahr zu Jahr variable Alters-Gewichts-Schlüssel, aber keine Unterschiede zwischen den Gewichten Fang und in-situ (Anhangstab. 10),
- Residual-Mortalität von 0.2 pro Jahr für alle drei Arten,

- eine konstante Biomasse anderer Nahrung von 1 Mill. t.
- die Startwerte für die fischereilichen Sterblichkeiten (Terminal-F Werte) im letzten Jahr und in den ältesten Altersklassen (4. Quartal) wurden für alle Bestände entsprechend der Terminal-F Werte aus den Singlespecies VPA's (Anon. 1993a, Anon. 1993b) festgesetzt. Dabei erfolgte das Schätzen von Terminal-F Werten (Tuning) in den Singlespecies VPA-Läufen für die beiden Heringsbestände, aufgrund von Problemen in der Interpretation der Hydroakustik-Aufnahme im Jahr 1992 (Anon. 1993c), zeitlich zurückversetzt für das Jahr 1991, weshalb in der MSVPA die Terminal-F Werte für 1992 so gewählt wurden, daß sich die F-Werte im Jahr 1991 entsprechen.

Die durchgeführte MSVPA kann als Probelauf für die "Working Group on Multi-species Assessments of Baltic Fish" (Anon.1994) angesehen werden. Der Lauf entspricht daher im wesentlichen der später von der Arbeitsgruppe durchgeführten MSVPA. Erwähnenswerte Unterschiede treten lediglich im Tuning der Terminal-F Werte für den Dorschbestand auf (Anhangstab. 11).

Basierend auf der räumlichen Verteilung von Hering und Sprott in der zentralen Ostsee während der jährlichen Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober wurde der sich in Subdiv. 25 aufhaltende Anteil der Bestände bestimmt. Dabei wurde unter der Annahme, daß die Verteilung im Oktober repräsentativ für das gesamte Jahr ist, der Anteil der Altersklasse 1+ in Subdiv. 25 am jeweiligen Gesamtbestand in den Subdivisionen 25-27 und 25-28 errechnet. Da für den Hering eine deutliche Abnahme des prozentualen Anteils in Subdiv. 25 über den Zeitraum 1978-1991 festgestellt werden konnte, wurde aus einer linearen Regression von prozentualen Anteilen in Abhängigkeit vom Zeitverlauf der Bestandsanteil für jedes Jahr bestimmt. Im Gegensatz zum Hering ließ sich für den Sprott kein eindeutiger zeitlicher Trend erkennen, daher wurde jeweils ein gleitendes arithmetisches Mittel über drei Jahre gebildet.

Als Alternative zu der MSVPA wurden eigenständige Singlespecies-VPA Läufe für die Subdivision 25 durchgeführt. Altersspezifische Fänge in Anzahlen für die Subdiv. 25 (Anhangstab. 12) wurden aus dem der MSVPA zugrunde liegenden Originaldatenmaterial der Ostseeanrainerstaaten zusammengestellt. Die Zusammenfassung des Datenmaterials erfolgte entsprechend der in Anon (1990b) beschriebenen Prozedur mit dem Unterschied, daß die quartalsweise berechneten Daten abschließend auf Jahresbasis zusammengefaßt wurden. Aus den von der "Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic" (Anon. 1993a) durchgeführten VPA-Läufen für den Hering in Subdiv. 25-29+32 (inclusive Golf von Riga) und für den Sprott in der gesamten Ostsee wurden die natürlichen Sterblichkeiten übernommen (Anhangstab. 13). Diese natürlichen Sterblichkeiten basieren auf geglätteten M2-Werten aus der MSVPA und addierten Residual-Mortalitäten ($M1=0.2$). Dabei wurden fehlende Werte für 1991 und 1992 aus einer linearen Regression von M2-Werten und Laicherbeständen des Dorsches im Zeitraum 1977-1990 geschätzt (Anon. 1993b). Die Bestimmung der Terminal-F Werte erfolgte über ein ad-hoc Tuning der VPA nach Laurec & Shepherd (1983). Bei dieser Methode wird, wie bei der Mehrzahl anderer ad-hoc Tuning Methoden, davon ausgegangen, daß die fischereiliche Sterblichkeit (F) eine lineare Funk-

tion des Fischereiaufwandes (E) ist:

$$F = q * E$$

mit F: exponentieller Koeffizient der fischereilichen Sterblichkeit
 E: Fischereiaufwand
 q: Koeffizient der Fangbarkeit

Bei Kenntnis des altersspezifischen Fangbarkeitskoeffizienten (q) lassen sich auf der Basis von Aufwandsdaten für das letzte Jahr der VPA die Terminal-F Werte schätzen. Bei der Methode nach Laurec-Shepherd (1983) werden unter Annahme einer über die Zeit konstanten Fangbarkeit, deren Variabilität auf log-normalverteilten Fehlern beruht, die Fangbarkeitskoeffizienten für jede Altersklasse im letzten Jahr der VPA als geometrisches Mittel der historischen q-Werte berechnet. Die Bestimmung der historischen logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten (Q) erfolgt als iterativer Prozeß, in dem mit beliebigen Terminal-F Werten in einem VPA-Lauf altersspezifische Q-Werte für jedes Jahr (y), Altersklasse (a) und Fischereiflotte (f) berechnet werden:

$$Q_{y,f,a} = \ln (F_{y,f,a} / E_{y,f})$$

mit: f: Index für Fischereiflotte

Der Anteil der fischereilichen Sterblichkeit (F), der auf die Flotte (f) zurückzuführen ist, ergibt sich aus dem Verhältnis von Fang in Anzahlen der Flotte (C_f) zum Gesamtfang aller Flotten (C_T):

$$F_{y,f,a} = F_{y,T,a} * C_{y,f,a} / C_{y,T,a}$$

mit C: Fang in Anzahlen
 T: Index für die Summe aller Flotten

Basierend auf mittleren Q-Werten für jede Altersklasse und Aufwandsdaten (E) aus dem letzten Jahr der VPA (t) werden neue Terminal-F Werte (TF) für jede Flotte (f) geschätzt:

$$TF_{t,f,a} = \bar{E}_{t,f} * e^Q$$

mit t: Index für das letzte Jahr der VPA

Anschließend werden die TF-Werte über das Verhältnis von Fang in Anzahlen aller Flotten (C_T) zur Flotte (f) hochgerechnet:

$$TF_{t,T,a} = TF_{t,f,a} * C_{t,T,a} / C_{t,f,a}$$

Für jede Flotte werden also neue TF-Werte berechnet, die zu einem einzigen Terminal-F Wert gemittelt werden, wobei an der inversen Varianz der mittleren Q-Werte jeder Flotte gewichtet wird:

$$TF_{t,a} = e^{\frac{\left(\sum_i ((1 / \sigma_{t,a}^2) * \ln (TF_{t,T,a})) \right)}{\sum_i (1 / \sigma_{t,a}^2)}}$$

Mit diesen Terminal-F Werten erfolgt ein neuer VPA-Lauf zur Schätzung neuer Fangbarkeitskoeffizienten und darauf basierend neuer Terminal-F Werte. Die Iteration wird gestoppt, wenn keine gravierenden Änderungen der Terminal-F Werte mehr auftreten.

Die Festsetzung der Fischereilichen Sterblichkeiten für die älteste Altersklasse (eine normale Altersklasse, also keine Plusgruppe) erfolgte in den für Hering und Sprott in Subdiv. 25 durchgeführten VPA-Läufen als Mittelwert der drei nächstjüngeren Altersklassen im gleichen Jahr.

Da für beide Fischarten zeitliche Trends in den logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten festgestellt wurden, erhielten ältere Daten ein geringeres Gewicht bei der Bestimmung mittlerer Q-Werte nach:

$$W_y = (1 - (d_y / D)^3)$$

- mit W: Gewichtungsfaktor
 d: Zeitabstand des zu gewichtenden Jahres zum letzten Jahr der VPA
 D: Maximaler Zeitabstand in der Zeitserie
 y: Index für Jahr

Statt des Exponenten 3 werden von ICES Arbeitsgruppen durchaus auch andere Exponenten, die die Abnahmerate des Gewichtungsfaktors mit der Zeit beschreiben, verwendet (Mohn & Cook 1993). Da für den Hering hohe Standardfehler der mittleren logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten auftraten, wurden die Terminal-F Werte den mittleren fischereilichen Sterblichkeiten in den 5 vorhergehenden Jahren angenähert. Dieses sogenannte "Shrinkage to the mean" (Anon. 1991b) erfolgt im letzten Tuning-Lauf der VPA über:

$$F_T = 1 / (1 + w) * (F_{T-1} + w * \bar{F})$$

- mit \bar{F} : Mittleres F während der 5 Jahre, die dem letzten Jahr der VPA vorausgehen
 w: Gewichtungsfaktor (wird gewählt in Abhängigkeit von dem Standardfehler der mittleren F)

Da für Hering und Sprott in der zentralen Ostsee keine Aufwandsdaten und zugehörige altersspezifische Fänge in Anzahlen vorliegen, erfolgte das Tuning auf Basis von Bestandsabschätzungen für die Subdiv. 25 aus den jährlichen Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober. Dabei wurden die Bestandsanzahlen pro Altersklasse als Fang in Anzahlen verwendet und der zugehörige Aufwand konstant gesetzt. Dies entspricht der Praxis in "Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic (Anon. 1993a), wobei das von der Arbeitsgruppe durchgeführte Tuning alternativ auch mittels der "Extended Survivors Analysis" nach Shepherd (1992) durchgeführt wurde.

Die Bestandsabschätzungen aus den internationalen Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober 1983-1990 wurden für die im Tuning berücksichtigten Altersklassen 1-8 beim Hering und 1-7 beim Sprott direkt übernommen (Anon. 1990c, Anon. 1991c). Im Gegensatz dazu wurden im Jahr 1991 die Bestandsabschätzungen der lettisch-polnischen Aufnahme mit FS Issledovatel Baltiki (Shvetsov et al. 1992) nicht verwendet, sondern die Ergebnisse der deutsch-dänischen Aufnahme mit FK Solea (Götze et al. 1992). Dieses erfolgte, da die Bestandsanzahlen des Sprott aus der lettisch-polnischen Aufnahme im Vergleich zu 1990 und 1992 um den Faktor 3.3 und 2.3 höher waren, während die Aufnahme mit FK Solea zwar einen relativ hohen, aber in der Größenordnung von 1990 und 1992 liegenden Bestand erbrachte (Anhangstab. 13). Im Jahr 1992 wurden die Ergebnisse der Hydroakustik-Aufnahme mit FS Argos verwendet. Dabei wurde wegen der nicht vollständigen Abdeckung der Subdiv. 25 (7530 Sm²) auf die in den Vorjahren abgedeckte mittlere Fläche (9380 Sm²) hochgerechnet. Basierend auf den mittels MSVPA errechneten Bestandsanzahlen am Anfang jedes Quartals und den Bestandsabschätzungen für den Jahresbeginn mittels der VPA wurden Bestände an Hering und Sprott in der Subdiv. 25 für die Monatsmitten von März bis August und Mitte Oktober berechnet. Dabei wurden die Anteile der fische-reilichen und natürlichen Sterblichkeiten entsprechend der vergangenen Zeitspannen festgesetzt.

4.3.4.2 Bornholm Becken

Basierend auf Hydroakustik-Ergebnissen für die Statistischen Rechtecke des ICES in der Subdivision 25 (Abb. 14) im Mai/Juni, Juli/August und Oktober erfolgte die Bestimmung der sich im Bornholm Becken aufhaltenden Populationen an Heringen und Sprotten. Da sich Dorscheier im wesentlichen in dem von der 80 m Tiefenlinie umschlossenen Gebiet des Beckens konzentrieren, Sprotteier und Fischlarven beider Arten aber im gesamten Bereich des Beckens gleichmäßiger anzutreffen sind (siehe Kapitel 5.2.1.2), wurden zur Quantifizierung des Wegfraßes die Populationsanzahlen innerhalb der 80 m und 60 m Tiefenlinien getrennt bestimmt. Dabei wurden im ersten Fall die Biomassen (Altersklasse 1+) im Statistischen Rechteck 3960 (Abb. 15) mit einer Fläche von 980 Sm² auf die Fläche mit Wassertiefen ≥ 80 m von 1235 Sm² hochgerechnet und anschließend der Anteil an der Gesamt-Biomasse der Subdiv. 25 ermittelt. Zur Bestimmung des Anteils der Populationen im gesamten Becken wurde aus den Biomassen pro Sm² in den Rechtecken 3860, 3960, 4060, 3961 und 4061

(Abb. 15) ein arithmetisches Mittel gebildet und auf die Gesamtfläche innerhalb der 60 m Tiefenlinie (3150 Sm²) hochgerechnet. Da die am Rand des Beckens liegenden Rechtecke z.T. große Gebiete mit Wassertiefen < 60 m aufweisen, wurde ein an Flächen mit Wassertiefen ≥ 60 m gewichtetes Mittel gebildet. Biomassen fanden anstatt von Bestandsanzahlen Verwendung, da für einige Hydroakustik-Aufnahmen die Bestandsanzahlen pro Statistisches Rechteck nicht vorlagen.

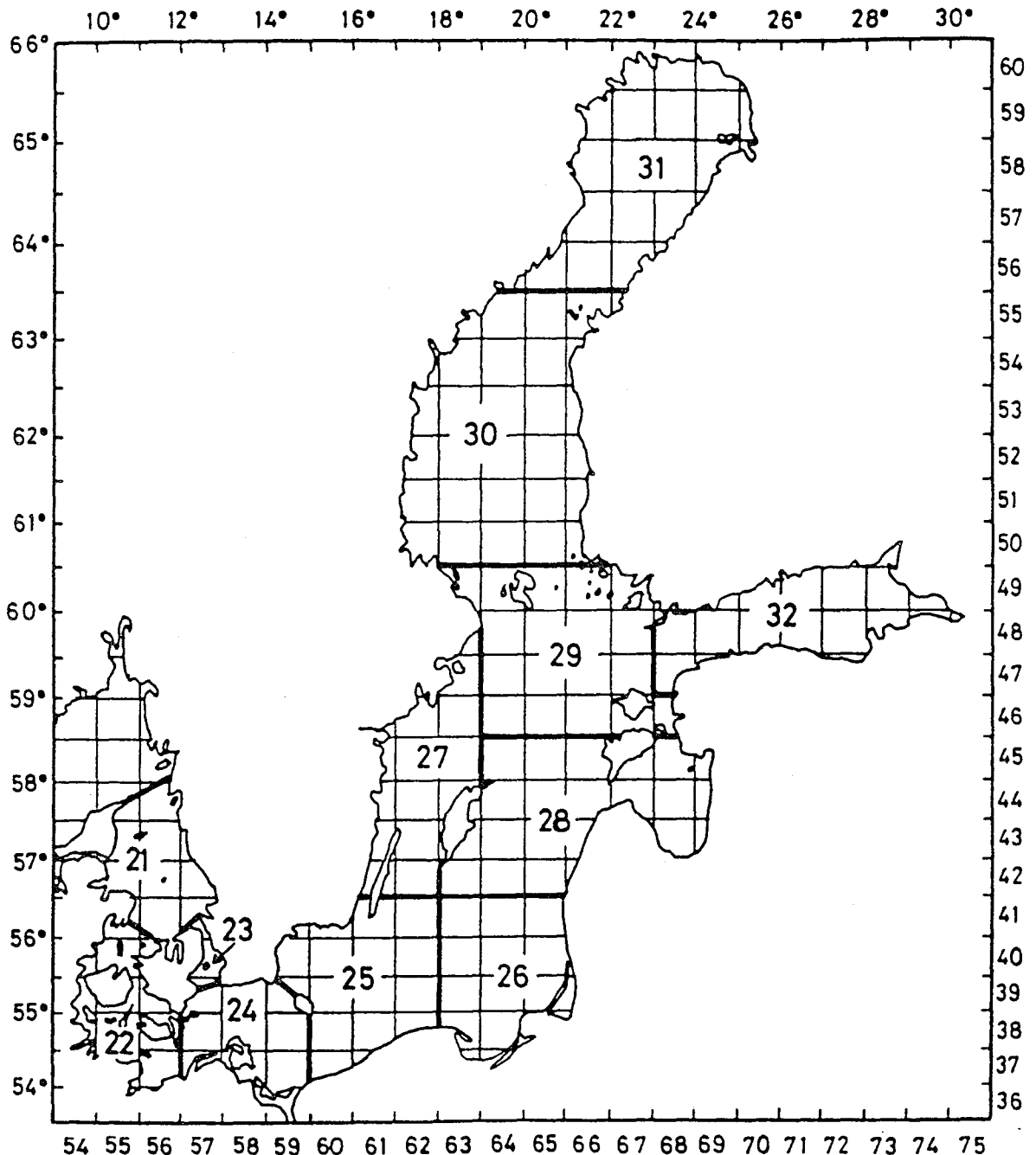


Abb. 14 Subdivisionen und Statistische Rechtecke des ICES in der Ostsee.

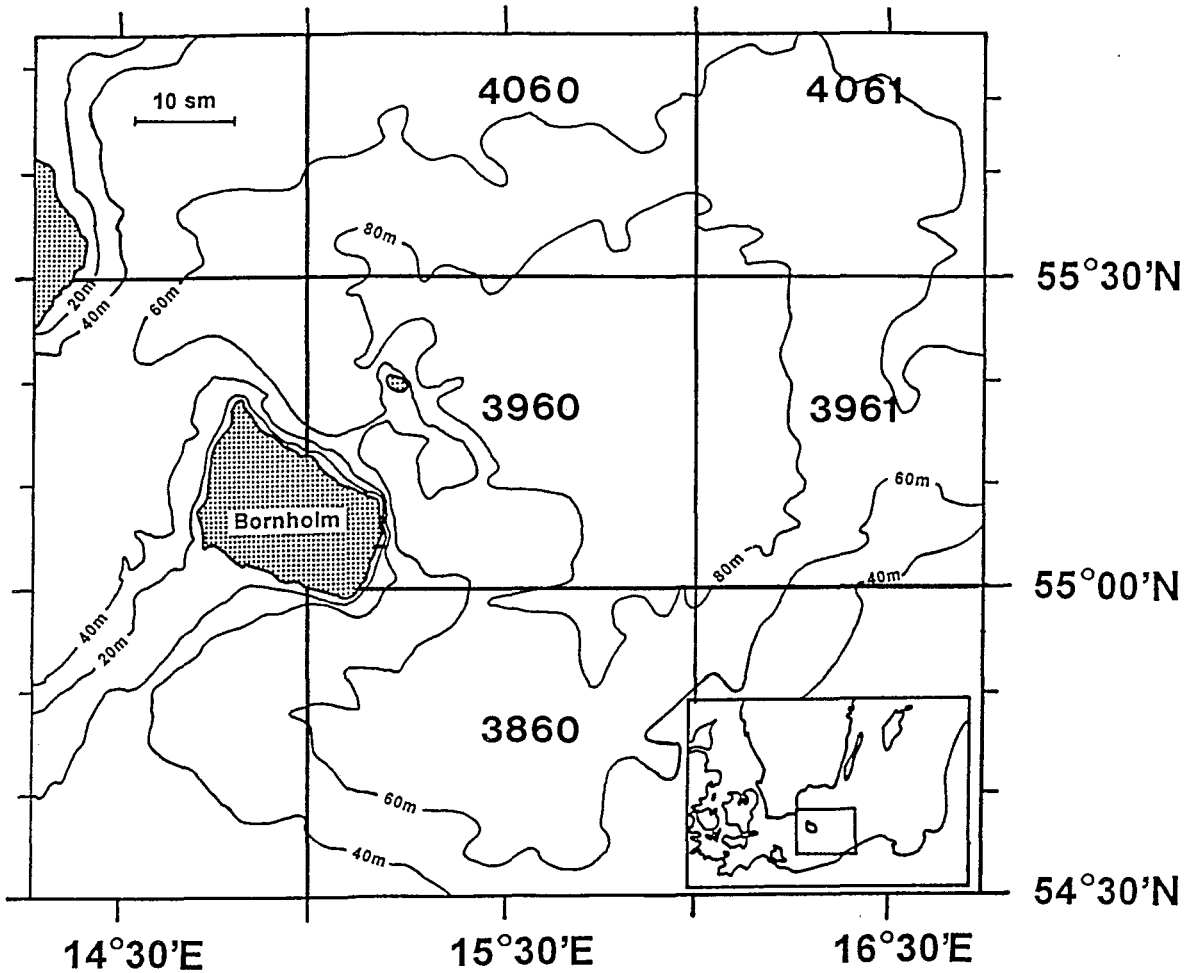


Abb. 15 Statistische Rechtecke des ICES im Bereich des Bornholm Beckens.

Insgesamt stand Datenmaterial von 22 Hydroakustik-Aufnahmen von 1978 bis 1991 zur Verfügung, wobei 11 Aufnahmen im Rahmen der international koordinierten Forschungsreisen im Oktober durchgeführt wurden. Quellen und Angaben zu den abgedeckten Flächen sind der Tab. 10 zu entnehmen. Das Datenmaterial für den Mai/Juni umfaßte 5 Hydroakustik-Aufnahmen der DDR und UDSSR von 1979 bis 1986 und 2 Aufnahmen von Polen in den Jahren 1983 und 1985. Für den Juli/August 1981 bis 1988 standen die Ergebnisse von 4 polnischen Aufnahmen zur Verfügung. Da sich die polnischen Daten, bis auf Juli/August 1987, auf die polnische Fischereizone beziehen, wurden die Biomassen sowohl auf das Bornholm Becken, als auch auf die im Mittel während der Hydroakustik-Aufnahmen abgedeckte Fläche in der gesamten Subdiv. 25 (9380 Sm^2) hochgerechnet. Dabei wurden angeschnittene Statistische Rechtecke auf die jeweilige Gesamt-Fläche des Rechtecks hochgerechnet und die nicht abgedeckten Rechtecke (19% der Fläche des Bornholm Beckens und 27% der Subdiv.)

basierend auf einer mittleren Biomasse pro Sm^2 aus allen abgedeckten Gebieten hochgerechnet. Wenn Biomassen lediglich in Klassen von 0-4, 4-14, 14-40, 40-120 und $> 120 \text{ t/Sm}^2$ im Raster von $7.5 * 12 \text{ min.}$ (z.T. polnische Daten) oder in Isolinien von < 1 , 1-10, 10-30 und $> 30 \text{ t/Sm}^2$ (z.T. DDR/UDSSR Daten) in Abbildungen vorlagen, wurden Klassenmitten als mittlere Biomassenangaben pro $7.5 * 12 \text{ min.}$ Rechteck angenommen und auf die Statistischen Rechtecke hochgerechnet. Bei den nach oben offenen Klassen wurden 50% der nächst kleineren Klasse zum unteren Grenzwert addiert.

Tab. 10 Hydroakustik-Aufnahmen zu unterschiedlichen Jahreszeiten 1978-1991, von denen Abschätzungen der Biomassen für Statistische Rechtecke des ICES vorlagen oder berechnet werden konnten, Abdeckung der Subdiv. 25 (in Sm^2), teilnehmende Nationen und Quellen der Daten.

Monat	Jahr	Abdeckung Subdiv.25 (Sm^2)	teilnehmende Länder	Quelle
Mai/Juni	1979	9740	DDR/UDSSR	Falk et al.1981
Mai/Juni	1981	8700	DDR/UDSSR	Kästner et al. 1981
Mai/Juni	1983	5754	DDR	Kästner et al. 1983
Mai/Juni	1983	4649	Polen	Orlowski 1985
Mai/Juni	1984	6339	DDR/UDSSR	Kästner et al. 1984
Mai/Juni	1985	4647	Polen	Orlowski 1985
Mai/Juni	1986	5799	UDSSR/DDR	Shvetsov et al.1986
Juli/August	1981	4650	Polen	Orlowski 1989a
Juli/August	1983	4650	Polen	Orlowski 1989a
Juli/August	1987	10111	Polen/Schweden	Orlowski 1988
Juli/August	1988	4650	Polen	Orlowski 1989b
Oktober	1978	9806	DDR/Schweden	Falk et al.1980
Oktober	1979	8996	DDR/Schweden	Falk et al.1980
Oktober	1980	9396	Schweden/DDR	Hagström et al. 1981
Oktober	1981	9272	Schweden/DDR	Hagström et al. 1982
Oktober	1982	8735	Schweden/Dänemark/Polen	Hagström et al. 1983
Oktober	1985	9110	Schweden/DDR	Hagström et al. unveröfftl.
Oktober	1986	9466	Schweden/DDR	Hagström et al. unveröfftl.
Oktober	1987	9596	Schweden	Hagström et al. unveröfftl.
Oktober	1988	9706	Schweden	Hagström et al. unveröfftl.
Oktober	1990	9706	Schweden/DDR	Hagström et al. unveröfftl.
Oktober	1991	9195	Lettland/Polen	Shvetsov et al.1992

Unter Annahme eines von Jahr zu Jahr konstanten Verteilungsmusters wurden die Mittelwerte der berechneten Anteile der Biomassen im Bornholm Becken (≥ 60 und $\geq 80 \text{ m}$ Wassertiefe) im Vergleich zu der gesamten Subdivision 25 im Mai/Juni, Juli/August und Oktober zum Aufteilen der mittels MSVPA und VPA abgeschätzten Populationen pro Monat verwendet. Dabei wurde davon ausgegangen, daß der für Oktober errechnete Prozentsatz repräsentativ für den Zeitraum September bis Februar ist, während die

anderen berechneten Anteile jeweils nur repräsentativ für die Monate Mai/Juni und Juli/August sind. Im Gegensatz zu den im Mai/Juni von ihren Laichplätzen auf die sommerlichen Freßgründe wandernden Frühjahrs-Heringen (Aro 1989), konzentrieren sich die laichenden Sprotten im Bornholm Becken und verlassen das Laichgebiet erst im Juli in Richtung flachere Küstengewässer (Starodub & Kondratjeva 1988). Da die Laichsaison des Sprott im März beginnt (Müller et al. 1990), wurde davon ausgegangen, daß der für Mai/Juni errechnete prozentuale Anteil auch im März und April zutrifft. Eine vergleichbare Annahme ist für den Hering nicht haltbar, da der größte Teil der Heringspopulation im Bornholm Becken zu den Frühjahrslaichern zu rechnen ist (Ojaveer 1981). Dieses bedeutet, daß sich eine der beiden im Frühjahr laichenden Komponenten (der sogenannte "coastal spring-spawning herring") im März und April auf ihren flachen küstennahen Laichplätzen aufhält. Die zweite Komponente (der "open sea herring") laicht von April und Mai in tieferen Wasserschichten vor der schwedischen Küste (Aro 1989). Nach dem Laichgeschäft kehren die Heringe in ihre Freßgebiete, u.a. das Bornholm Becken, zurück. Ausgehend von diesem Lebenszyklus sollten die Populationen an Heringen im Bornholm Becken im März und April gering sein und im Laufe der Monate Mai bis Juli zunehmen. Da für März und April keine Hydroakustik-Aufnahmen vorliegen, wurden Einheitsfänge aus eigenen pelagischen Schleppnetzfängen (siehe Kapitel 4.1.6) in den Monaten April, Ende Mai/Anfang Juni, Juli, August und Oktober verglichen. Dabei wurden die im Bornholm Becken in den Jahren 1988-1993 mit einem Standard-Schwimmschleppnetz im Laufe des Tages erzielten Einheitsfänge (Anzahlen pro 30 min. Schleppzeit) für die entsprechenden Monate gemittelt. Die für den Hering aus den Hydroakustik-Aufnahmen für den Mai/Juni bestimmten prozentualen Biomassenanteile wurden entsprechend des Verhältnisses der Einheitsfänge vom April im Vergleich zum Mai/Juni verringert und als prozentuale Anteile im März und April verwendet.

4.3.5 Tageskonsumption durch die Populationen an Hering und Sprott

Eine Abschätzung von täglichen Konsumptionen an Fischeiern, -larven und Klein-Fischen unterschiedlicher Arten durch die Populationen an Hering und Sprott im Bornholm Becken erfolgte für ausgewählte Probennahmeterminen. Für Jugendstadien des Dorsches wurden zur Einschätzung der Bedeutung des Wegfraßes Vergleiche von Tageskonsumptionen mit den entsprechenden Abundanzen an Dorscheiern und -larven sowie den täglichen Eiproduktionen durchgeführt.

4.3.5.1 Jugendstadien unterschiedlicher Arten

Die Abschätzung der täglichen Konsumptionen an Eiern, -larven und Klein-Fischen erfolgte auf Grundlage der individuellen Tagesrationen (siehe Kapitel 4.3.3.1 und 4.3.3.2), den Anteilen der verschiedenen Arten am Mageninhalt (siehe Kapitel 4.3.1) und der sich im Bornholm Becken aufhaltenden Populationen (siehe Kapitel 4.3.4.2).

Da 1988-1991 im Mittel über 80% der Dorscheier in Bereichen mit Wassertiefen ≥ 80 m zu finden waren, erfolgte die Abschätzung der täglichen Konsumption an Dorscheiern durch die Populationen an Hering und Sprott nur für Probennahmeterminen, an denen die tieferen Bereiche des zentralen Beckens ausreichend abgedeckt wurden, d.h. Ende Mai/Anfang Juni 1990, April, Mai, Juli und August 1991 für beide Räuberarten sowie Juli 1988 für den Hering (Abb. 44). Entsprechend dieser Konzentration der Dorscheier und der Probennahme auf das zentrale Becken wurden auch nur die Populationen innerhalb der 80 m Tiefenlinie als Räuber berücksichtigt. Da sich die Eier des Sprott und anderer Fischarten sowie ältere Jugendstadien von Dorsch und Sprott gleichmäßiger im Becken verteilen (Abb. 38, 39 und 45), wurde zur Abschätzung der täglichen Konsumption an diesen Jugendstadien auch der März 1988 berücksichtigt. Zwar konnte im März 1988 nicht das zentrale Becken, aber große Gebiete flacher 85 m ausreichend abgedeckt werden (siehe Abb. 44). Entsprechend der gleichmäßigeren Verteilung im gesamten Bornholm Becken erfolgte die Berechnung der täglichen Konsumptionen auf Basis der sich im gesamten Becken (Wassertiefen ≥ 60 m) aufhaltenden Populationen an Hering und Sprott.

4.3.5.2 Vergleich täglicher Konsumptionen von Jugendstadien des Dorsches mit Abundanzen und Tagesproduktionen

Die berechneten täglichen Nahrungskonsumptionen an Eiern und Larven des Dorsches durch die Populationen an Hering und Sprott wurden, soweit vorhanden, mit den entsprechenden in-situ Abundanzen aus den parallelen Ichthyoplankton-Aufnahmen verglichen. Die Berechnung der Abundanz an Dorscheiern (Tab. 11) erfolgte durch Hochrechnung von arithmetischen Mittelwerten der Anzahlen pro m^2 auf jeder Station für die beiden Tiefenstrata 80-89 m und > 90 m auf die gesamte Stratumfläche (1235 Sm^2) innerhalb der 80 m Tiefenlinie (Wieland unveröfftl.). Die Abundanz an Dorschlarven wurde als arithmetisches Mittel aller abgedeckten Stationen ohne Tiefenstratifizierung auf die Fläche innerhalb der 60 m Tiefenlinie (3150 Sm^2) hochgerechnet. Dabei wurden die stationsspezifischen Anzahlen pro m^2 auf Basis aller eingesetzten Bongo-Netze (0.05-0.50 mm Maschenweite) unter Berücksichtigung des jeweils filtrierten Wasservolumens ermittelt (Zuzarte unveröfftl.).

Tab. 11 Abundanz an Dorscheiern verschiedener Entwicklungsstadien aus den Plankton-Aufnahmen im Juli 1988, Mai/Juni 1990, April-August 1991 (Wieland in Vorb.).

Monat/Jahr	Abundanz * 10^{-9}					
	IA	IB	II	III	IV	Summe
Juli 1988	73.5	24.2	22.0	12.2	0.5	132.4
Mai/Juni 1990	55.8	19.5	14.5	5.3	0.7	95.8
April 1991	60.9	12.1	13.2	8.4	3.0	97.7
Mai 1991	86.7	17.4	18.8	5.6	0.8	129.3
Juli 1991*	142.6	65.7	60.6	21.7	2.3	292.8
August 1991*	72.3	28.1	25.6	26.2	4.1	156.3

* Mittelwert aus zwei Ichthyoplankton-Aufnahmen vor und nach der Magenprobennahme

Da Wegfraßraten normalerweise nicht mit Abundanzen sondern mit Produktionsraten verglichen werden sollten, erfolgte außerdem eine Abschätzung der Tagesproduktion des jüngsten Dorscheistadiums für jeden berücksichtigten Probennahmetermin. Dabei wurde die Abundanz des Eistadiums IA, inklusive der unbefruchteten und toten Eier, durch die Entwicklungsdauer des Stadiums (Tab. 12) geteilt.

Tab. 12 Dauer der Entwicklungsstadien von Dorscheiern im Juli 1988, Mai/Juni 1990, April-August 1991 bei der mittleren Temperatur in Wassertiefen mit maximalen Dichten an Dorscheiern nach Wieland et al. (in Druck).

Monat/Jahr	T in °C	Stadiendauer in Tagen				
		IA	IB	II	III	IV
Juli 1988	5.7	2.57	1.80	2.71	5.28	3.05
Mai/Juni 1990	6.3	2.27	1.65	2.50	4.79	2.83
April 1991	4.5*	3.30	2.13	3.20	6.40	3.55
Mai 1991	4.5	3.30	2.13	3.20	6.40	3.55
Juli 1991	5.9	2.47	1.75	3.30	5.11	2.97
August 1991	5.9**	2.47	1.75	3.30	5.11	2.97

* mittlere Temperatur aus dem Mai 1991

** mittlere Temperatur aus dem Juli 1991

Die Entwicklungsdauer des Eistadiums IA wurde über Erbrütungsversuche ermittelt (Wieland et al. in Druck). Dabei wurde die jeweils herrschende mittlere Umgebungstemperatur in Tiefenbereichen mit maximalen Abundanzen an Dorscheiern aus vertikalauflösenden Ichthyoplankton-Aufnahmen in Kombination mit CTD-Einsätzen bestimmt (Wieland in Vorb.). Da für den April und August 1991 keine Vertikalverteilungen der Dorscheier vorliegen, wurden die mittleren Temperaturen vom Mai bzw. Juli 1991 übernommen. Unter der Annahme, daß die Eier im Mittel die Hälfte der Entwicklungsdauer alt sind, wurde eine Sterblichkeitskorrektur der sich entwickelnden Eier für diesen Zeitraum durchgeführt (Tab. 13). Die verwendete Sterblichkeitsrate innerhalb des Eistadiums IA beruht auf Tagesproduktionen der Eistadien IA und IB und berechnet sich aus 3 verschiedenen Ichthyoplankton-Aufnahmen im Jahr 1986. Die Schätzungen von Sterblichkeiten erfolgte auf Basis der "Constant birth method", also jeweils innerhalb einer Ichthyoplankton-Aufnahme (Wieland 1987) und anschließender Bildung eines arithmetisches Mittels.

Tab. 13 Mittlerer Koeffizient der Sterblichkeit von Dorscheiern (pro Tag) innerhalb einzelner Eistadien nach Wieland (1987).

Stadium	M
IA	0.14
IB	0.07
II	0.28
III	0.64
IV	0.64

Zusätzlich zum Vergleich von täglichen Gesamt-Konsumptionen und Tagesproduktionen an Dorscheiern wurde die tägliche Wegfraßrate in Relation zur Produktionsrate für jedes einzelne Eistadium berechnet. Die Bestimmung der Produktionsraten erfolgte entsprechend der für das Eistadium IA dargestellten Methode.

Aufgrund des weitgehend noch nicht bearbeiteten Probenmaterials mußte auf einen Vergleich von täglichen Konsumptionen und Produktionen an Sprotteiern weitgehend verzichtet werden. Abundanzwerte an Dorsch- und Sprottlarven standen für die Probennahmeterminen im Jahr 1988 sowie zusätzlich für Dorschlarven im Mai/Juni 1990 (nur 0.5 mm Bongo-Netze bearbeitet) und im August 1991 für einen Vergleich mit den Tageskonsumptionen zur Verfügung.

Da alle eingesetzten Fanggeräte den quantitativen Fang von 0-Gruppen Individuen nicht erlaubten (siehe Kapitel 5.2.1.3), ist die MSVPA derzeit die einzige Möglichkeit zur Abschätzung von Abundanzen an Jungfischen in der zentralen Ostsee (siehe Kapitel 4.3.4.1). Neben den Fanganzahlen in den älteren Altersklassen, Schätzwerten für die altersspezifischen fischereilichen Sterblichkeiten im letzten Jahr der MSVPA und ermittelten Wegfraßsterblichkeiten durch Kannibalsimus sind die berechneten 0-Gruppen Anzahlen abhängig von der Schätzung einer Sterblichkeit durch andere Ursachen, die soweit bekannt auch den Wegfraß durch andere Räuber einschließt. Dieses bedeutet, daß die Vorkenntnisse über andere Sterblichkeitsursachen als Kannibalismus das Ergebnis der MSVPA mitbestimmen und somit ein unabhängiger Vergleich von durch Hering und Sprott konsumierten Mengen und Abundanzen an 0-Gruppen Individuen kaum möglich ist.

4.3.6 Analyse der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott

Im Rahmen eines "Nordic Council"-Projektes zum Wachstum von Hering und Sprott in der Ostsee (Sparholt 1993) wurde auf Anregung der "Working Group on Multi-species Assessments of Baltic Fish" (Anon. 1992a) eine internationale Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott in der Ostsee gegründet. Um die Bedeutung des Wegfraßes von Larven und Jungfischen des Dorsches und der Sprotte durch Hering und Sprott in anderen Seegebieten der zentralen Ostsee festzustellen, wurden die bisher von Lettland und Estland zur Verfügung gestellten Daten aus den Subdivisionen 26, 28 und 29 einer ersten Analyse unterzogen.

Die Analyse des überwiegend aus Einzelmageninhalten in Gewichtseinheiten bestehenden Datenmaterials von 9952 Herings- und 14301 Sprottmägen erfolgte für einzelne Quartale bei Zusammenfassung aller abgedeckten Jahre 1977-1991 nach Subdiv. getrennt. Da keine Anzahlen an Nahrungsorganismen, sondern lediglich Gewichtsangaben in den Datensätzen aufgeführt sind, wurde die Präsenz, d.h. der Anteil der Mägen, in denen die Beute auftritt, von Larven und Klein-Fischen unterschiedlicher Fischarten bestimmt. Für einzelne Längensklassen oder Stationen zusammengefaßte mittlere Mageninhalte blieben unberücksichtigt, soweit sie nicht vom Lettischen Institut für Fischereiforschung zur Verfügung gestellt wurden (Uzars unveröfftl.). In

der durchgeführten Analyse wurden sowohl die Tageszeit, als auch das genaue Datum, die Wassertiefe und die Position der Probennahme nicht berücksichtigt. Der überwiegende Anteil der Probennahmen erfolgte mit Schwimmschleppnetzen (73% der Probennahmen am Hering und 99% am Sprott) über Wassertiefen von 20-230 m, wobei bis 140 m Wassertiefe alle Bereiche der Wassersäule befischt wurden. Wie aus Tab. 14 zu ersehen ist, konzentrierte sich der Hauptaufwand auf die Subdiv. 26 und 28.

Tab. 14 Anzahl an Mägen von Hering und Sprott, die bei der Analyse der internationalen Datenbank Berücksichtigung fanden, Herkunft des Datenmaterials nach Subdivision und Anzahl der beprobten Stationen.

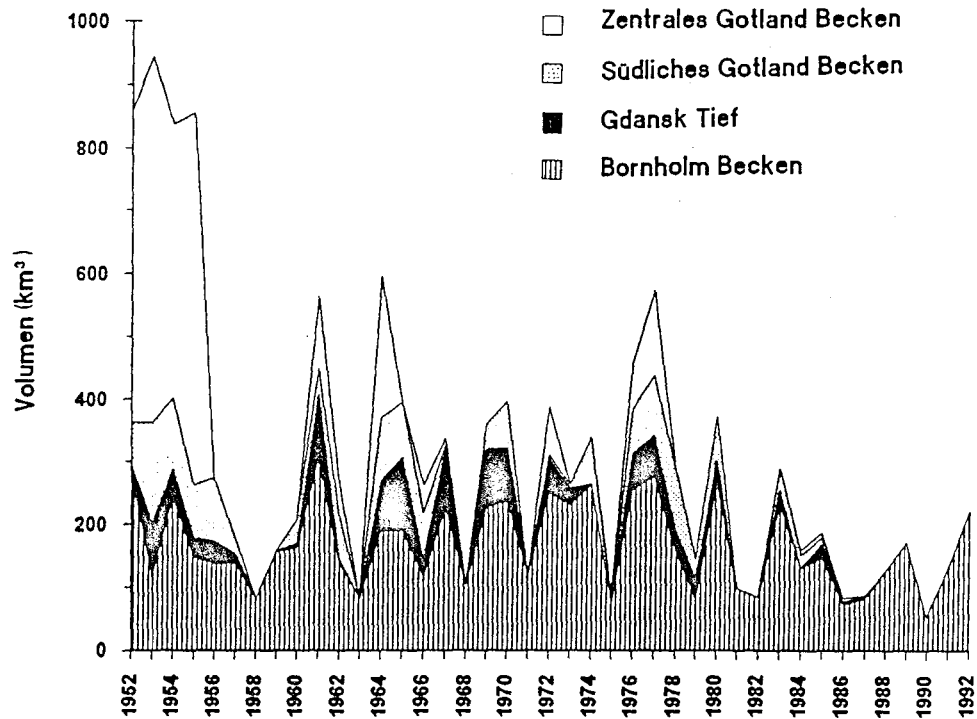
Subdivision	Anzahl Stationen	Heringe	Anzahl Stationen	Sprotten
26	180	4957	379	7817
28	157	4440	317	6212
29	25	555	17	272

Angaben über die Bearbeitungs- und Konservierungsprozedur an Bord sowie über das Analyseverfahren im Laboratorium liegen nicht vor. Aufgrund der Genauigkeit der Aufschlüsselung der Zooplanktonfraktion in einzelne Arten bis hin zur Bestimmung von Copepodidstadien, kann davon ausgegangen werden, daß eine sehr sorgfältige Mageninhaltsanalyse durchgeführt worden ist. Dies wird von Uzars (pers. Mitt.) für den lettischen Datensatz bestätigt.

4.3.7 Korrelation zwischen der Rekrutierung des Dorsches und Populationsgrößen an Hering und Sprott

Zur Überprüfung eines möglichen inversen Zusammenhanges zwischen der Rekrutierung des Dorsches und den Populationsgrößen der potentiellen Bruträuber Hering und Sprott wurden die Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen zu Beginn des 3. Quartals und die Bestandsanzahlen an Heringen bzw. Sprotten in den Subdiv. 25-27 bzw. 25-28 (Altersklasse 1+ zu Beginn des 2. Quartals) als Ergebnis aus der MSVPA verglichen. Da diese Bestandseinheiten ein Vielfaches der Laichgebiete des Dorsches (Abb. 4) umfassen und da außerdem eine erfolgreiche Reproduktion seit 1986 lediglich im Bornholm Becken möglich war (Plikshs et al. 1993), wurde in der vorliegenden Arbeit weiterhin versucht, mögliche Zusammenhänge zwischen den im Bornholm Becken produzierten Rekruten-Anzahlen und der sich zur Laichzeit im 2. und 3. Quartal im zentralen Becken aufhaltenden Populationen an Heringen und Sprotten aufzuzeigen.

a)



b)

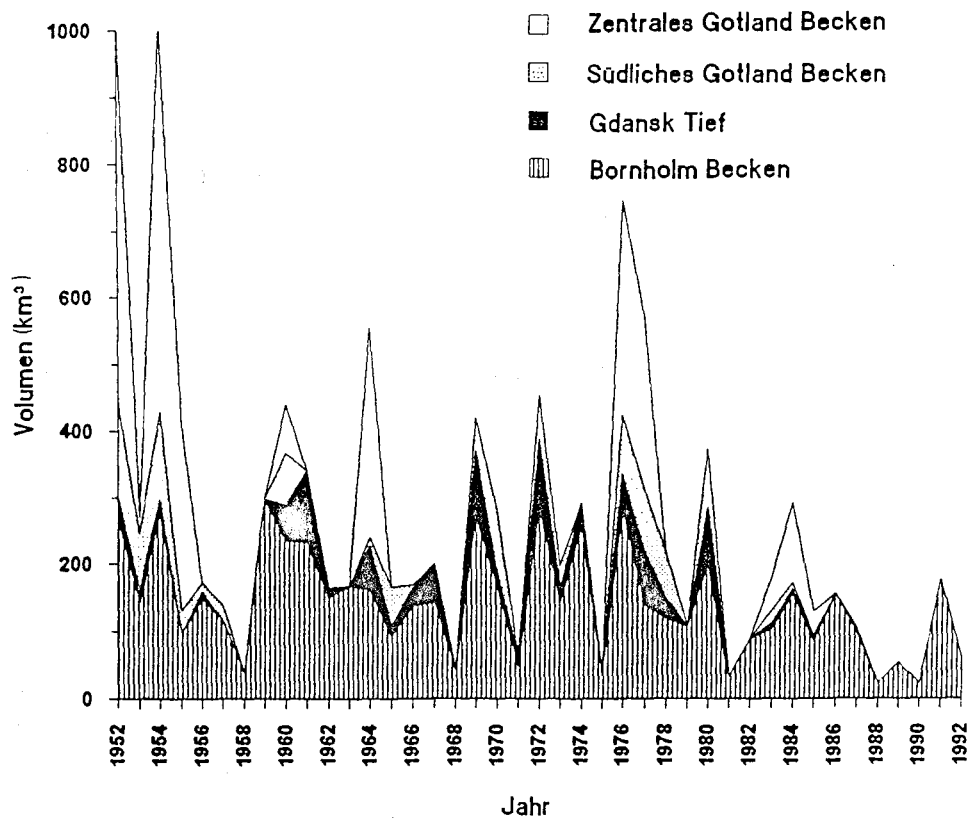


Abb. 16 Reproduktions-Volumina von Dorscheiern in unterschiedlichen Laichgebieten des Dorsches in der zentralen Ostsee im Februar/März (a) und August (b) 1952-1992 (nach Plikshs et al. 1993).

Die Anzahlen der im Bornholm Becken produzierten Rekruten des Dorsches (Altersklasse 0) wurden unter Annahme einer linearen Beziehung zwischen den Reproduktionsvolumina und dem Rekrutierungserfolg in den einzelnen Laichgebieten auf Basis der MSVPA Ergebnisse (zu Beginn des 3. Quartals) abgeschätzt. Ein zur Reproduktion geeigneter Wasserkörper wurde von Plikshs et al. (1993) definiert als Wassermasse mit einer Salinität von > 11 PSU und Sauerstoffkonzentrationen von > 2 ml/l (Abb. 16). Für den Zeitraum 1986-1991 wurde dabei eine ausschließliche Rekrutierung aus dem Bornholm Beckens angenommen (Anhangstab. 14).

5 Ergebnisse

5.1 Menge und Zusammensetzung der Nahrung

In dem folgenden Kapitel wird die Menge und Zusammensetzung der Nahrung von Hering und Sprott im Bornholm Becken im Laufe der Laichzeiten von Dorsch und Sprott beschrieben. Während die Darstellung der Nahrungszusammensetzung lediglich in mittleren Gewichtseinheiten an taxonomischen Großgruppen erfolgt, werden die in den Mägen identifizierten Anzahlen an Eiern, Larven und Klein-Fischen unterschiedlicher Fischarten detailliert aufgeschlüsselt. Um mögliche Abhängigkeiten im Auftreten der unterschiedenen Beutegruppen aufzuzeigen werden die Ergebnisse einer Rangkorrelationsanalyse zwischen den Mageninhaltsgewichten taxonomischer Großgruppen sowie den Anzahlen identifizierter Fischeier, -larven und Klein-Fische dargestellt.

5.1.1 Taxonomische Großgruppen

Die mittleren Mageninhalte während der täglichen Freßperiode sind für Hering und Sprott in den Abb. 17 und 18 nach den Probennahmeterminen aufgeschlüsselt dargestellt. Berücksichtigung fanden dabei lediglich die wichtigsten Großgruppen Copepoda, Cladocera, Pisces und unidentifizierte Nahrung für den Sprott sowie zusätzlich Mysidacea und Polychaeta für den Hering. Selten auftretende Großgruppen wie Amphipoda, Cumacea, Isopoda und Crangonidae wurden zugunsten der Übersichtlichkeit beim Hering in der Gruppe Sonstiges zusammengefaßt und beim Sprott aufgrund der geringen Bedeutung in der Abbildung nicht aufgeführt. Genauere Darstellungen der Nahrungszusammensetzungen mit zusätzlichen Informationen über die Standardfehler der mittleren Mageninhalte, die Anzahl analysierter Mägen und der abgedeckten Stationen, den Anteilen leerer Mägen und die mittleren Längen von Herings und Sprotten zum jeweiligen Probennahmetermin sind der Anhangstab. 15 zu entnehmen. Insgesamt lassen sich für den Hering in der Nahrungszusammensetzung keine eindeutigen saisonalen Trends erkennen. Außer im März 1988 waren Copepoden, vor allem *Pseudocalanus elongatus*, in allen Monaten die wichtigsten Nährtiere. Mysidaceen waren zu allen Probennahmeterminen in den Mägen vertreten: ihre gewichtsmäßige Bedeutung war generell jedoch gering und trat nur im März 1988 und Juli 1987 stärker hervor. Neben den Crustaceen traten als Vertreter des Makrozooplanktons häufiger Polychaeten auf: ihr mittlerer Anteil am Mageninhaltsgewicht war insgesamt

ebenfalls gering. Cladoceren waren außer in den Monaten März und April 1988 sowie Juli 1988 regelmäßig vertreten: größere Gewichtsanteile von 27 und 16% wurden jedoch nur im Mai und August 1991 festgestellt. Der Anteil an Pisces war durchgehend gering und trat lediglich im April, Mai und Juli 1991 mit leicht erhöhten Werten von 2-5% vom Gesamtgewicht in Erscheinung (Abb. 17).

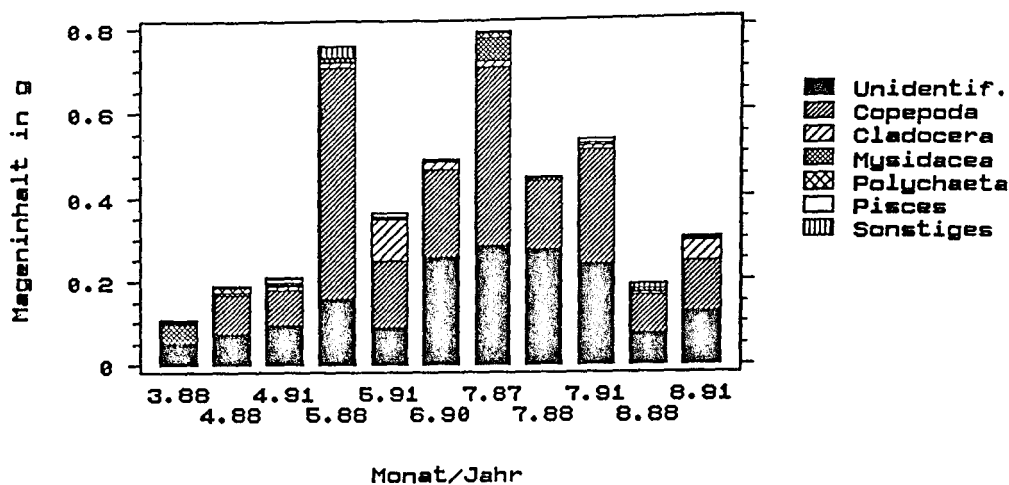


Abb. 17 Nahrungszusammensetzung des Herings: mittleres Mageninhaltsgewicht an taxonomischen Großgruppen in unterschiedlichen Monaten der Jahre 1987-91.

Anders als bei der Nahrungszusammensetzung zeigten die Gewichte der Mageninhalt beim Hering einen ausgeprägten saisonalen Verlauf, mit hohen Werten von 0.36-0.76 g im Zeitraum Mai-Juli und niedrigen Werten von 0.10-0.30 g an den vorangehenden und nachfolgenden Terminen. Die Standardfehler der mittleren Mageninhaltsgewichte lagen zu allen Terminen bei gleichmäßig geringen Werten von 2-10%, was auf eine relativ gleichmäßige Freßaktivität auf unterschiedlichen Stationen und Längenklassen während eines Probennahmetermins hinweist. Die Anteile an leeren Mägen waren in den Monaten Mai-Juli generell niedrig. Maximale Anteile von 10 bis 13% leerer Mägen traten in den Monaten März, April und August auf (Anhangstab. 15).

Auch für den Sprot waren Copepoden im Untersuchungszeitraum die wichtigste Nahrungsgrundlage (Abb. 18). Der Gewichtsanteil an Cladoceren war in den Monaten Mai-August jedoch deutlich höher als beim Hering. Im August 1988 und 1991 stellten Cladoceren mit 49 und 41% der Mageninhaltsgewichte die bedeutendste taxonomische Großgruppe. Die Fischfraktion zeigte die höchsten Gewichtswerte im Zeitraum April-Juni und sehr geringe Werte im März und in den Sommermonaten Juli und August. Der maximale Gewichtsanteil am Mageninhalt betrug 25%. Größere Nahrungsorganismen wie Mysidaceen, andere Crustaceen und Polychaeten, waren selten und auch nur in geringen Gewichten in den Mägen anzutreffen.

Wie für den Hering, läßt sich auch für den Sprot ein eindeutiger saisonaler Trend im Gesamt-Mageninhalt feststellen. Im März und April traten die niedrigsten Durchschnittswerte (0.03-0.04 g/Magen) auf. Ab Mai stiegen die Inhaltsgewichte auf 0.04-0.15 g. Dabei wurde im Gegensatz zum Hering kein Rückgang in den Mageninhalten

im August beobachtet. Lediglich der Anteil leerer Mägen war im August 1988 mit 14% höher als zu den anderen Terminen im Früh- und Hochsommer. Die Standardfehler der mittleren Mageninhaltsgewichte waren mit 4-15% etwas höher als beim Hering (Anhangstab. 15). Beim Jahresvergleich fällt auf, daß 1991 die Mageninhalte der Sprotten in allen Monaten höher und die prozentualen Anteile leerer Mägen in der Regel geringer waren als 1988. Eine gleiche Tendenz ist auch beim Hering festzustellen, jedoch nicht so eindeutig, da sich die Mai-Werte hier nicht einfügen.

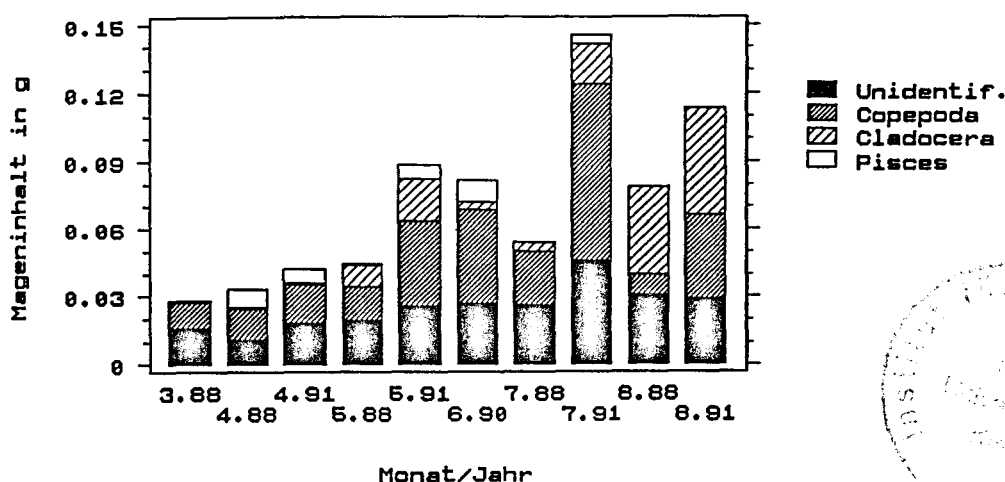


Abb. 18 Nahrungszusammensetzung der Sprotte: mittleres Mageninhaltsgewicht an taxonomischen Großgruppen in unterschiedlichen Monaten der Jahre 1988-91.

5.1.2 Fischeier

Die Häufigkeitsverteilungen und Mittelwerte der Gesamt-Anzahlen an Fischeiern und der Anteil einzelner Arten in den Mägen von Hering und Sprott werden im folgenden Kapitel für jeden Probennahmetermin dargestellt. Ergänzend werden die Durchmesserhäufigkeiten von konsumierten Dorsch- und Sprotteiern zu unterschiedlichen Jahreszeiten präsentiert.

Die Häufigkeitsverteilung der Abundanzwerte in den Mägen sind in den Tab. 15 und 16 zusammengestellt. Den Ergebnissen der Rangvarianzanalysen zur Längenabhängigkeit entsprechend (siehe unten und Anhangstab. 3 und 4), wurde das Datenmaterial jeweils in zwei Längengruppen getrennt (Hering: $<$ und ≥ 22 cm, Sprott: $<$ und ≥ 12 cm) über alle Stationen einer Forschungsreise zusammengefaßt dargestellt.

Generell traten stark linksschiefe Verteilung auf, mit hohen Häufigkeitswerten für geringe Eianzahlen und z.T. höchsten Werten für Mägen ohne Fischeier. Nullwerte waren in 7 von 22 Fällen beim Hering und in 12 von 19 Fällen beim Sprott am häufigsten vertreten. Auffällig geringe Präsenzwerte wurden beim Sprott in den Monaten Juli und August 1988 sowie August 1991 festgestellt. Beim Hering erscheint die Präsenz von Eiern größenabhängig mit deutlich niedrigeren Werten in der Gruppe

Tab. 15 Fischeier in Heringsmägen: Häufigkeit des Auftretens von Gesamt-Anzahlen an Eiern je Magen von Heringen aus den Längengruppen < 22 cm und ≥ 22 cm zu unterschiedlichen Probennahmeterminen

Monat/Jahr	Längenbereich	Häufigkeit des Auftretens von Fischeianzahlen												
		0	1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	41-45	46-50	51-100	>100
März 1988	< 22 cm	121	125	64	34	23	9	14	7	2	6	3	14	2
	≥ 22 cm	65	59	14	10	8	4	3	1	3	1	1	5	
April 1988	< 22 cm	21	32	9	1			1						
	≥ 22 cm	60	38	18	8	1	4							
April 1991	< 22 cm	38	35	23	3	8	4	1	2	2	1		3	2
	≥ 22 cm	25	45	11	17	15	11	9	4	9	2	2	6	5
Mai 1988	< 22 cm	50	51	9	2	1								
	≥ 22 cm	17	82	34	3	8	2		1				1	
Mai 1991	< 22 cm	38	69	32	22	15	14	11	4	4	7	3	22	8
	≥ 22 cm	9	45	31	23	13	13	7	12	5	3	4	37	26
Juni 1990	< 22 cm	60	105	25	8	5	2	4	1	1	2	1	1	2
	≥ 22 cm	33	127	79	44	19	6	6	6	4			13	8
Juli 1987	< 22 cm	13	25											
	≥ 22 cm	19	62	18	8	2	1							
Juli 1988	< 22 cm	21	18	11	1									
	≥ 22 cm	40	91	24	10	6	3	3		2			2	1
Juli 1991	< 22 cm	86	113	24	11	7		1		1	1		2	1
	≥ 22 cm	32	83	31	17	14	8	3	5	5	3	2	6	18
August 1988	< 22 cm	53	9	1	1			1	1					
	≥ 22 cm	38	38	8	3	3	2	1	2		1	1	1	1
August 1991	< 22 cm	192	61	3	1	1								
	≥ 22 cm	105	63	14	8	3	3	4	1	2				

Tab. 16 Fischeier in Sprottmägen: Häufigkeit des Auftretens von Gesamt-Anzahlen an Eiern je Magen von Sprotten aus den Längengruppen < 12 cm und ≥ 12 cm zu unterschiedlichen Probennahmeterminen

Monat/Jahr	Längenbereich	Häufigkeit des Auftretens von Fischeianzahlen												
		0	1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	41-45	46-50	51-100	>100
März 1988	< 12 cm	112	32	11			2							
	≥ 12 cm	166	119	33	22	4	5	3	2			3	10	4
April 1988	< 12 cm	8	10	4	1	1	1	1					1	
	≥ 12 cm	71	21	6	9	1	4	4	4	2	2		33	16
April 1991	< 12 cm													
	≥ 12 cm	88	75	31	18	10	9	12	10	2	1	3	15	25
Mai 1988	< 12 cm	22	13	3						1				
	≥ 12 cm	35	10	5	3	1		1					2	1
Mai 1991	< 12 cm													
	≥ 12 cm	176	66	33	17	22	11	14	9	12	16	14	55	50
Juni 1990	< 12 cm	21	29	10	12	6	6	1	2	2	2		9	3
	≥ 12 cm	36	48	35	30	26	18	27	19	7	13	9	65	72
Juli 1988	< 12 cm	13												
	≥ 12 cm	37	23	8	1	3	1		1					
Juli 1991	< 12 cm	30	45	14	3	4	1	1	1	1	1		1	
	≥ 12 cm	47	151	58	60	29	22	18	10	11	6	3	13	3
August 1988	< 12 cm	-												
	≥ 12 cm	83	3											
August 1991	< 12 cm	30												
	≥ 12 cm	282	14											

kleinerer Heringe. Ein vergleichbarer Trend konnte beim Sprott nicht beobachtet werden. Zu fast allen Probennahmeterminen wurden in einzelnen Individuen relativ hohe Anzahlen an Eiern gefunden. Sie traten überwiegend in den Mägen großer Fische auf. Maximale Werte lagen bei 510 und 840 Fischeiern pro Herings- bzw. Sprottmagen.

Die mittleren Anzahlen an Fischeiern in den Mägen von Hering und Sprott sind mit den zugehörigen Standardfehlern, den Anteilen an bis zur Art identifizierbaren Eiern und den Anzahlen an beprobten Stationen bzw. den analysierten Mägen in den Tab. 17 und 18 für jeden Probennahmetermin zusammengestellt. Eine detaillierte Aufschlüsselung der mittleren Anzahlen an Fischeiern auf jeder Probennahme-Station bieten die Anhangstab. 16 und 17.

Tab. 17 Fischeier in Heringsmägen: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Eier sowie Anzahl beprobter Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischeier mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
März 1988	12	598	9.43	0.76	6.4
April 1988	1	193	3.22	0.36	45.0
April 1991	7	283	11.69	1.22	12.6
Mai 1988	1	261	3.61	0.29	40.1
Mai 1991	12	474	31.54	2.70	4.7
Juni 1990	12	562	11.86	1.34	7.7
Juli 1987	3	148	3.39	0.31	82.1
Juli 1988	8	233	4.45	0.51	47.1
Juli 1991	15	473	13.53	1.80	8.8
August 1988	4	165	3.35	0.74	24.7
August 1991	11	461	1.71	0.21	14.0

Für den Hering wurde die höchste mittlere Anzahl von 31.5 Fischeiern pro Magen im Mai 1991 festgestellt. Relativ hohe Mittelwerte von 11.7-13.5 Eiern traten in fast allen Aufnahme-Monaten der Jahre 1990 und 1991 auf. Allein im August war die Anzahl Fischeier mit 1.7 pro Magen niedrig. Die Werte von 1988 waren außer im März in allen Monaten mit < 4.5 Eiern pro Magen generell gering und liefern somit keinen Hinweis für einen saisonalen Trend. Hierbei ist allerdings zu berücksichtigen, daß die Mittelwerte im April und Mai 1988 jeweils auf nur einer 24-Std. Fischerei in Gebieten relativ geringer Konzentration an Fischeiern im Nahrungsangebot beruhen (siehe Abb. 44 und 45). Bleiben diese beiden Termine unberücksichtigt, so traten niedrige mittlere Eianzahlen in den Sommermonaten Juli 1987 und 1988 sowie August 1988 auf. Die relativ hohen Standardfehler der Mittelwerte in den Monaten Juli und August 1988 und 1991 (11-22%) weisen auf ein unregelmäßigeres Auftreten von Fischeiern in den Mägen von Heringen in den letzten Monaten der Laichzeit von Dorsch und Sprott hin.

Tab. 18 Fischeier in Sprottmägen: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwert prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Eier sowie Anzahl beprobter Stationen und analysierter Mägen

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischeier mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
März 1988	11	528	6.17	0.91	4.4
April 1988	5	200	27.70	3.65	0.6
April 1991	9	355	28.67	3.52	0.9
Mai 1988	1	97	6.42	2.51	2.1
Mai 1991	14	526	31.43	3.11	1.0
Juni 1990	12	506	54.84	4.39	1.0
Juli 1988	2	87	3.26	0.83	1.1
Juli 1991	14	535	13.36	1.14	1.0
August 1988	3	86	0.09	0.05	0.0
August 1991	11	326	0.06	0.02	22.8

Für den Sprott ergaben sich hohe mittlere Anzahlen von 27.7-54.8 Fischeiern pro Magen in den Monaten April-Juni (Tab. 18). Eine Ausnahme bildete wiederum der Mai 1988 mit einem vergleichsweise niedrigen Mittelwert (6.4 Eier pro Magen). Im März und Juli waren die Werte (3.3-13.4 Eier pro Magen) deutlich geringer als im Zeitraum April-Juni, während im August kaum noch Fischeier in den Mägen vertreten waren (< 0.1 Eier pro Magen). Auch für den Sprott kann somit eine reduzierte Aufnahme an Fischeiern in den Sommermonaten Juli und vor allem August konstatiert werden. Die hohen relativen Standardfehler in diesen Monaten deuten, wie beim Hering, auf ein uneinheitlicheres Freßverhalten im Vergleich zu den Vormonaten hin.

Im statistischen Vergleich (Rangvarianzanalyse) erwies sich der Einfluß des Aufnahmetermins auf die Anzahl Eier pro Magen als generell signifikant ($p=0.05$). Für beide Arten und jeweils zwei Größengruppen getrennt wurde eine ausführliche Analyse der Kontraste nach Nemenyi durchgeführt. Sie zeigte daß die maximalen Werte beim Hering (Mai 1991) und beim Sprott (Mai/Juni 1990) von allen anderen bzw. den meisten Werten signifikant abwichen (Tab. 19 und 20). Bei der jeweiligen größeren Gruppe wurden generell mehr Signifikanzen als bei der jeweils kleineren Gruppe festgestellt. Extrem niedrige Rangmittel wurden für den August bestimmt. Sie lagen in nahezu allen Fällen signifikant unter denen anderer Monate. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß lediglich in den Monaten April-Juli hohe Anzahlen an Fischeiern in den Mägen von Hering und Sprott auftraten, wobei allerdings nicht jede Probennahme in diesen Monaten hohe Eianzahlen in den Mägen erbrachte. Vor allem die Rangmittelwerte im Juli 1987 und 1988 waren überwiegend signifikant niedriger als in den Monaten April-Juni.

Tab. 19 Fischeier in Heringsmägen: signifikante Unterschiede in den Rangmittelwerten an Eianzahl der Längengruppen 8-21 cm (a) und 22-31 cm (b) zu unterschiedlichen Probennahmetermen nach Nemenyi (. kein signifikanter Unterschied, - signifikant kleiner, + signifikant größer).

a)	Monat/Jahr	Anzahl Mägen	Rangmittel	4.1988	4.1991	5.1988	5.1991	6.1990	7.1987	7.1988	7.1991	8.1988	8.1991
	3.1988	424	1086	.	.	-	+	.	.	.	-	-	-
	4.1988	64	877	.	.	.	+	-
	4.1991	122	1029	.	.	.	+	-
	5.1988	113	764	.	.	.	+	-
	5.1991	249	1290	-	-	-	-	-	-
	6.1990	217	964	-	-
	7.1987	38	767
	7.1988	51	833
	7.1991	247	876	-
	8.1988	66	498
	8.1991	258	507

b)	Monat/Jahr	Anzahl Mägen	Rangmittel	4.1988	4.1991	5.1988	5.1991	6.1990	7.1987	7.1988	7.1991	8.1988	8.1991
	3.1988	174	820	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.
	4.1988	129	674	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.
	4.1991	161	1203	.	.	.	+	.	-	-	.	-	-
	5.1988	148	957	.	.	.	+	-
	5.1991	225	1476	-	-	-	-	-	-
	6.1990	345	1148	-	.	-	-
	7.1987	110	891
	7.1988	182	860	+	.	.
	7.1991	228	1146	-	-
	8.1988	99	738
	8.1991	203	625

Tab. 20 Fischeier in Sprottmägen: signifikante Unterschiede in den Rangmittelwerten an Eianzahl der Längengruppen 7-11 cm (a) und 12-16 cm (b) zu unterschiedlichen Probennahmetermen nach Nemenyi (. kein signifikanter Unterschied, - signifikant kleiner, + signifikant größer).

a)	Monat/Jahr	Anzahl Mägen	Rangmittel	4.1988	4.1991	5.1988	5.1991	6.1990	7.1988	7.1991	8.1991
	3.1988	157	193	.	+	.	+	+	.	+	.
	4.1988	27	317	-
	4.1991	48	347	-	.	-
	5.1988	39	220	.	.	.	+	+	.	.	.
	5.1991	31	397	-	.	-
	6.1990	103	375	-	.	-
	7.1988	13	127
	7.1991	102	305	-
	8.1991	30	127

b)	Monat/Jahr	Anzahl Mägen	Rangmittel	4.1988	4.1991	5.1988	5.1991	6.1990	7.1988	7.1991	8.1988	8.1991
	3.1988	371	1080	+	+	.	+	+	.	+	-	-
	4.1988	173	1431	+	-	.	-	-
	4.1991	307	1461	.	.	-	.	+	-	.	-	-
	5.1988	58	968	.	.	.	+	+	.	+	.	.
	5.1991	495	1491	+	.	.	-	-
	6.1990	403	1953	-	-	-	-
	7.1988	74	979	+	.	-
	7.1991	433	1568	-	-
	8.1988	86	535
	8.1991	296	542

Der Anteil der bis zur Art identifizierten Fischeier betrug beim Hering 4,7-82,1%, wobei generell höhere Prozentwerte bei geringeren mittleren Anzahlen auftraten (Tab. 17). Beim Sprott waren die Anteile der identifizierten Eier deutlich geringer, sie lagen ohne Berücksichtigung der Werte aus den August-Terminen bei 0,6-4,4% (Tab. 18). Die Anteile an Dorsch-, Sprott-, Flunder- und Seequappeneiern in den Mägen von Hering und Sprott sind für jeden Probennahmetermin in den Abb. 19 und 20 dargestellt. Fischeier anderer Arten wurden nur in extrem geringen Anzahlen in den Mägen gefunden, weshalb sie in den Abbildungen keine Berücksichtigung fanden. Wegen zu geringer Anzahlen nicht berücksichtigte Ergebnisse der Mageninhaltsanalysen an Sprotten aus dem Monat August sind in Anhangstab. 18 enthalten.

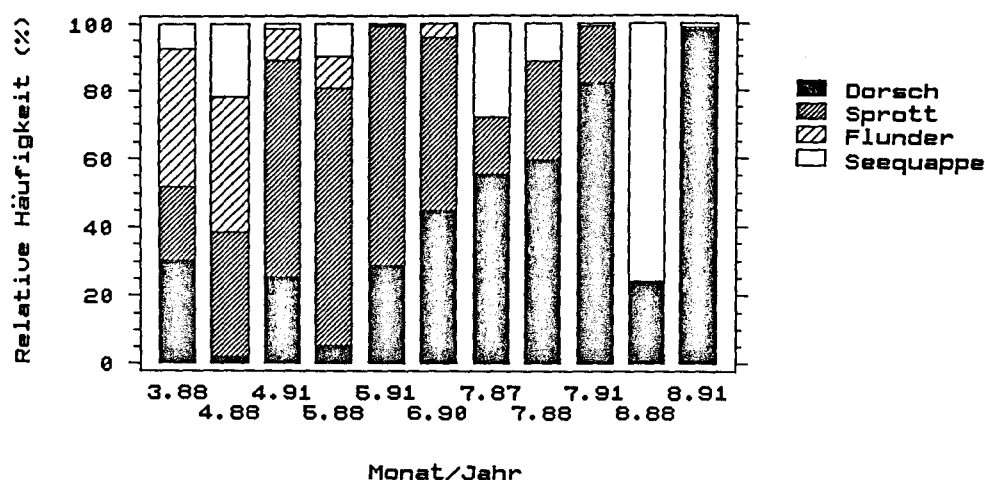


Abb. 19 Fischeier in den Mägen des Herings: relative Häufigkeiten von Dorsch-, Sprott-, Flunder- und Seequappeneiern in unterschiedlichen Monaten der Jahre 1987-91.

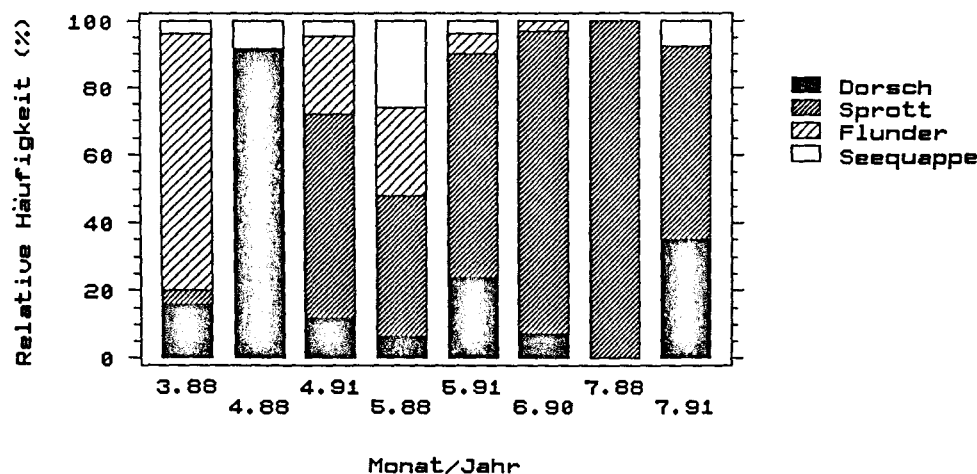


Abb. 20 Fischeier in den Mägen der Sprotte: relative Häufigkeiten von Dorsch-, Sprott-, Flunder- und Seequappeneiern in unterschiedlichen Monaten der Jahre 1988-91.

In den Heringsmägen (Abb. 19) wurden regelmäßig im Juli und August Dorscheier mit höchsten Anteilen festgestellt (56-98%). Eine Ausnahme ist ein außergewöhnlich hoher Prozentsatz an Seequappeneiern im August 1988. Sprotteier traten generell von April-Juni (36-75%) und Flundereier im März und April besonders hervor (9- 41%). Für den Sprott ergab sich ein abweichendes Bild (Abb. 20). Lediglich im März 1988 herrschten Flundereier vor (76%) und im April 1988 waren es fast ausschließlich Dorscheier (93%). Zu anderen Terminen stellten Sprotteier regelmäßig den Hauptanteil der identifizierten Fischeier (42-100%). Nur im April 1991 und Mai 1988 traten außerdem Flundereier (23-26%) sowie im Mai und Juli 1991 Dorscheier (24-35%) in nennenswerten Anteilen auf.

Auf Basis der Arten-Anteile in der Gruppe identifizierter Fischeier wurden die in Tab. 21 und 22 aufgeführten mittleren Absolutwerte für Dorsch-, Sprott-, Flunder- und Seequappeneier in den Mägen von Hering und Sprott hochgerechnet.

Tab. 21 Fischeier in Heringsmägen: mittlere Anzahl an Eiern unterschiedlicher Fischarten pro Magen, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischeier			
			Dorsch	Sprott	Flunder	See-quappe
März 1988	12	598	2.87	2.01	3.85	0.70
April 1988	1	193	0.07	1.17	1.27	0.71
April 1991	7	283	2.95	7.46	1.08	0.20
Mai 1988	1	261	0.20	2.72	0.33	0.36
Mai 1991	12	474	9.04	22.22	0.18	0.10
Juni 1990	12	562	5.31	6.03	0.51	0.01
Juli 1987	3	148	1.88	0.56	0	0.95
Juli 1988	8	233	2.66	1.29	0	0.50
Juli 1991	15	473	11.14	2.26	0	0.13
August 1988	4	165	0.80	<0.01	0	2.54
August 1991	11	461	1.68	0.01	0	0.02

In den Heringsmägen waren Dorscheier mit maximalen mittleren Anzahlen von 9.0 und 11.1 pro Magen vertreten (Mai und Juli 1991). In den Monaten, in denen eine erfolgreiche Probennahme lediglich in Gebieten mit geringen Dorscheiabundanz durchgeföhrt werden konnte, also im April, Mai und August 1988 (Abb. 44), wurden geringe Anzahlen an Dorscheiern festgestellt (< 1.0 Eier pro Magen). In den verbleibenden Monaten lagen die Anzahlen bei 1.7-5.3 Dorscheiern pro Heringsmagen. Für Sprotteier wurde eine maximale mittlere Anzahl von 22.2 Eiern pro Magen bestimmt (Mai 1991). Entsprechend dem oben beschriebenen Trend waren die Sprotteianzahlen in den Monaten Juli und August gering (< 0.1-2.3 Eier pro Magen). Mittlere Anzahlen von 6.0-7.5 Sprotteiern wurden für den Mai/Juni 1990 und April 1991

bestimmt. Eier anderer Fischarten waren nur im März 1988 (Flunder: 3.9 Eier pro Magen) und August 1988 (Seequappe: 2.5 Eier pro Magen) in bemerkenswerten Anzahlen vertreten.

Tab. 22 Fischeier in Sprottmägen: mittlere Anzahl an Eiern unterschiedlicher Fischarten pro Magen, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischeier Dorsch	Sprott	Flunder	See- quappe
März 1988	11	528	0.99	0.26	4.68	0.24
April 1988	5	200	25.75	0	0	1.95
April 1991	9	355	3.37	17.24	6.71	1.35
Mai 1988	1	97	0.41	2.67	1.67	1.67
Mai 1991	14	526	7.55	20.80	1.80	1.28
Juni 1990	12	506	3.98	49.17	1.68	0
Juli 1988	2	87	0	3.26	0	0
Juli 1991	14	535	4.70	7.62	0	1.04
August 1988	3	86	keine Fischeier identifiziert			
August 1991	11	326	0	0.01	0	0.05

In den Sprottmägen wurden im April 1988 maximale Anzahlen an Dorscheiern ermittelt (25.8 Eier pro Magen). Aufgrund der in diesem Monat geringen Anzahl identifizierbarer Eier erfolgte eine zusätzliche Artidentifizierung über Messungen der Eidurchmesser auch von bereits weit verdauten Eiern. Danach konnten 76% aller meßbaren Fischeier als Dorscheier erkannt werden. Mittlere Größenordnungen von 3.4-7.6 Dorscheiern pro Sprottmagen wurden für den Mai/Juni 1990 und April-Juli 1991 bestimmt, während zu den verbleibenden Terminen nur sehr geringe Werte (< 1 Ei pro Magen) festgestellt wurden. Höchste Anzahlen an Sprotteiern waren im April und Mai 1991 sowie Mai/Juni 1990 zu verzeichnen (17.2-49.2 Eier pro Magen). Zu diesen Terminen waren die Anzahlen an Sprotteiern in Sprottmägen deutlich höher als in Heringsmägen (Ausnahme Mai 1991). Sehr geringe Anzahlen an Sprotteiern (< 0.3 Eier pro Magen) traten in der Regel zu Beginn und am Ende der Laichzeit (März und August) auf. Bemerkenswerte Mengen anderer Fischeier, vor allem Flundereier (4.7-6.7 Eier pro Magen), wurden lediglich für den März 1988 und April 1991 ermittelt.

Um einen zeitlichen Vergleich der Eigroßen in den Mägen zu erreichen wurden die relativen Durchmesser-Häufigkeiten von Dorsch- und Sprotteiern in den Mägen von Hering und Sprott in Abb. 21 für die Monate März/April, Mai/Juni und Juli/August zusammengefaßt. Die mittleren Eidurchmesser sowie die Ergebnisse von Rangvarianzanalysen zur Identifizierung signifikanter Unterschiede zwischen den Fangterminen sind in der Tab. 23 zusammengestellt.

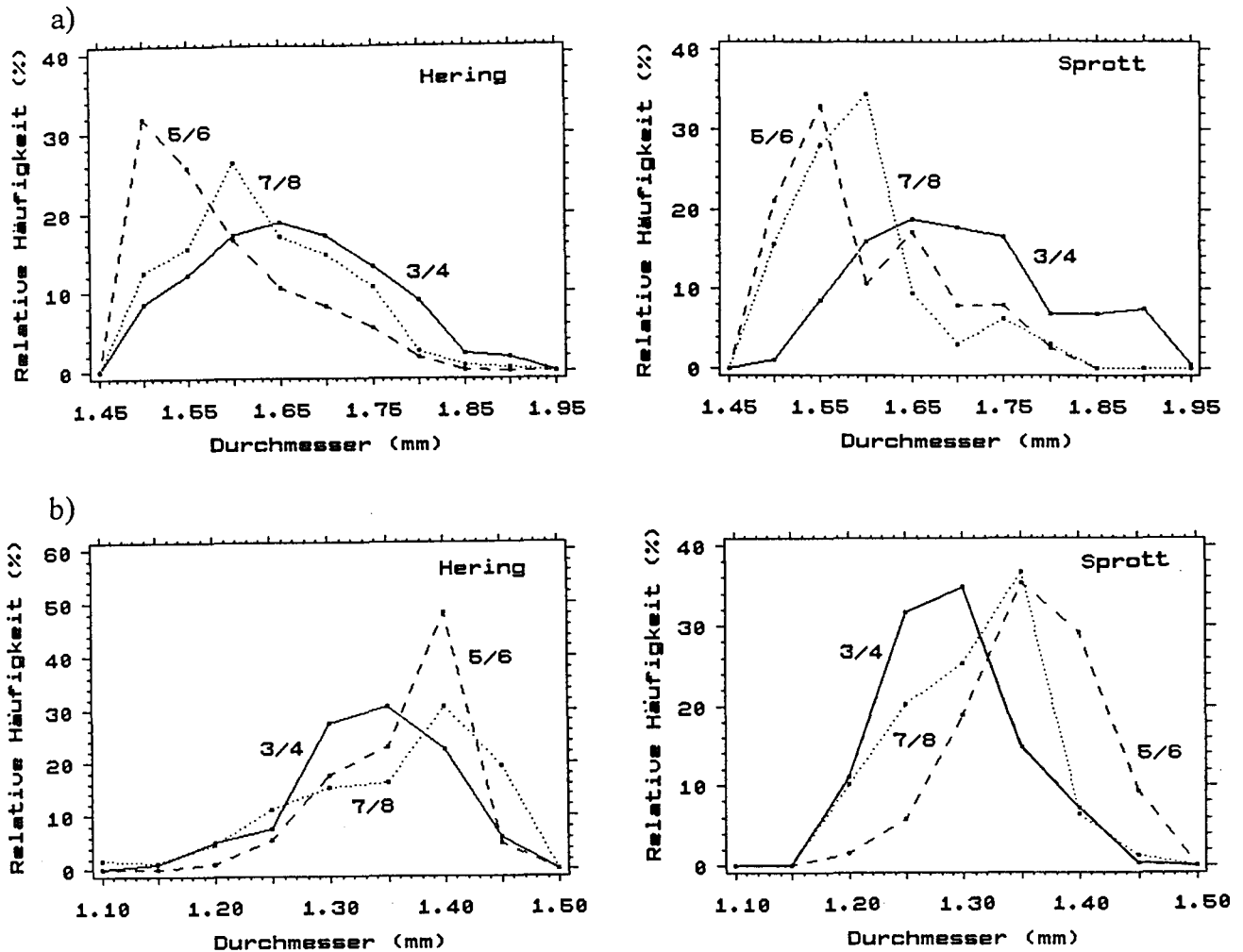


Abb. 21 Dorsch- (a) und Sprotteier (b) in den Mägen von Hering und Sprott: relative Durchmesser-Häufigkeiten von Dorscheiern in unterschiedlichen Monaten; 3/4: März/April, 5/6: Mai/Juni und 7/8: Juli/August.

Abb. 21 zeigt für Heringe, daß die größten Dorscheier in den ersten Monaten der Laichzeit in den Mägen auftraten, während die kleinsten Eier im Mai/Juni gefunden wurden und zum Ende der Laichzeit mittlere Eigrößen vorherrschten. Der Unterschied in den Eidurchmessern (Tab. 23) ist lt. H-Test signifikant ($p=0.05$).

In den Sprottmägen zeigte sich ein entsprechender signifikanter Unterschied zwischen den ersten beiden Monaten der Dorschlaichzeit und den späteren Monaten. Im Gegensatz zum Befund beim Hering war jedoch ein Anstieg des mittleren Eidurchmessers zum Ende der Laichzeit aus dem Probenmaterial nicht erkennbar.

Für Sprotteier in Heringsmägen (Abb. 21) zeigte sich ein umgekehrter Trend, d.h. im März/April waren die Sprotteier signifikant kleiner als in den späteren Monaten (Tab. 23). Ein ähnliches Bild ergab sich für Sprotteier in Sprottmägen jedoch mit deutlicher Abnahme der Eigröße zum Ende der Laichzeit.

Tab. 23 Durchmesser von Dorsch- und Sprotteiern in Heringsmägen: Rangvarianzanalytischer Vergleich der Häufigkeiten von Eidurchmessern im März/April, Mai/Juni und Juli/August nach Kruskal-Wallis (H-Test) sowie Anzahl vermessener Eier.

Dorscheier							Sprotteier				
Fischart	Monate	Anzahl Eier	arithmet. Mittel	Rang-mittel	H-Test Wert	auf 5% Niveau signif.	Anzahl Eier	arithmet. Mittel	Rang-mittel	H-Test Wert	auf 5% Niveau signif.
Hering	März/April	257	1.66	1964	196.6	ja	389	1.34	880	60.7	ja
	Mai/Juni	585	1.58	1150			1382	1.36	1149		
	Juli/August	2342	1.63	1662			419	1.35	1117		
Sprott	März/April	176	1.70	174	68.7	ja	612	1.29	475	387.9	ja
	Mai/Juni	76	1.60	92			699	1.36	899		
	Juli/August	32	1.59	90			79	1.31	597		

Vergleicht man die Eidurchmesser in den Mägen von Hering und Sprott, so zeigten sich für Dorscheier gute Übereinstimmungen, wobei die Eier im März/April im Mittel in Sprottmägen etwas größer waren. Im Gegensatz dazu waren Sprotteier in den Mägen von Sprotten im März/April und Juli/August deutlich kleiner als in den Heringsmägen.

5.1.3 Fischlarven

Die Häufigkeitsverteilungen und Mittelwerte der Gesamt-Anzahlen an Fischlarven in den Mägen beider Bruträuber, der Anteil einzelner Arten und die darauf basierend hochgerechneten mittleren Anzahlen an Larven werden im folgenden dargestellt. Weiterhin wird die Längen-Häufigkeitsverteilung der konsumierten Sprottlarven beschrieben. Ergebnisse von nächtlichen Probennahmen im oberen Bereich der Wassersäule werden mit Mageninhalten aus Tagesfängen verglichen um zu überprüfen, ob ein gezielter Wegfraß außerhalb der täglichen Freßperiode stattfindet. Abschließend werden Daten zu einer möglichen Abhängigkeit des Auftretens von Fischlarven in Sprottmägen und der Einsatzdauer der Fanggeräte präsentiert.

Die Häufigkeiten des Auftretens von Abundanzwerten in den Mägen sind für beide Längengruppen und jeden Probennahmeterrin in Tab. 24 und 25 dargestellt. Im Gegensatz zu Heringsmägen, in denen zu allen Terminen Fischlarven auftraten (Ausnahme: September 1988), wurden in Sprottmägen lediglich zu 5 von 10 Terminen Larven gefunden. Für beide Fischarten ist die Präsenz von Larven in den Mägen mit 0-8% bzw. 0-11% gering. Die beiden Maximalwerte im August 1991 und im Mai/Juni 1990 stellen Ausnahmesituationen dar. Von den insgesamt in 3851 Heringsmägen gefundenen 196 Fischlarven traten 61% im August 1991 auf, während 90% der in 3246 Sprottmägen identifizierten 335 Larven im Mai/Juni 1990 festgestellt wurden. Zum letzteren Termin waren auch die höchsten Larvenanzahlen in einzelnen Mägen zu verzeichnen (maximal: 117 Larven pro Sprottmagen). Während aus den Häufigkeiten der Larvenanzahlen in den beiden Längengruppen des Herings kein auffälliger Unterschied zu erkennen ist, traten Fischlarven in Sprottmägen meist nur in der Längengruppe ≥ 12 cm auf. Im statistischen Vergleich (U-Test) mit über alle Probennahme-

Tab. 24 Fischlarven in Heringsmägen: Häufigkeit des Auftretens von Gesamt-Anzahlen an Larven je Magen von Heringen aus den Längengruppen < 22 cm und ≥ 22 cm zu unterschiedlichen Probennahmeterminen.

Monat/Jahr	Längenbereich	Häufigkeit des Auftretens von Fischlarvenanzahlen											
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	13
März 1988	< 22 cm	420	3	1									
	≥ 22 cm	173	1										
April 1988	< 22 cm	63	1										
	≥ 22 cm	128		1									
April 1991	< 22 cm	122											
	≥ 22 cm	160	1										
Mai 1988	< 22 cm	109	3	1									
	≥ 22 cm	139	4	3		2							
Mai 1991	< 22 cm	249											
	≥ 22 cm	223	1			1							
Juni 1990	< 22 cm	215	1										1
	≥ 22 cm	341	2	1									1
Juli 1987	< 22 cm	36	2										
	≥ 22 cm	108	1	1									
Juli 1988	< 22 cm	50	1										
	≥ 22 cm	182											
Juli 1991	< 22 cm	246											
	≥ 22 cm	227	1										
August 1988	< 22 cm	65	1										
	≥ 22 cm	99											
August 1991	< 22 cm	240	6	3	1	2	2		1			3	
	≥ 22 cm	187	7	2	2		3		1			1	
September 1988	< 22 cm	100											
	≥ 22 cm	206											

Tab. 25 Fischlarven in Sprottmägen: Häufigkeit des Auftretens von Gesamt-Anzahlen an Larven je Magen von Sprotten aus den Längengruppen < 12 cm und ≥ 12 cm zu unterschiedlichen Probennahmeterminen.

Monat/Jahr	Längenbereich	Häufigkeit des Auftretens von Fischlarvenanzahlen											
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	>10
März 1988	< 12 cm	157											
	≥ 12 cm	356	8	5	1	1							
April 1988	< 12 cm	27											
	≥ 12 cm	172		1									
April 1991	< 12 cm	48											
	≥ 12 cm	307											
Mai 1988	< 12 cm	39											
	≥ 12 cm	58											
Mai 1991	< 12 cm	31											
	≥ 12 cm	494	1										
Juni 1990	< 12 cm	100	2			1							
	≥ 12 cm	357	20	7	5	2	2		3			2	5
Juli 1988	< 12 cm	13											
	≥ 12 cm	74											
Juli 1991	< 12 cm	102											
	≥ 12 cm	430	2				1						
August 1988	< 12 cm	-											
	≥ 12 cm	86											
August 1991	< 12 cm	30											
	≥ 12 cm	296											

termine zusammengefaßten Daten erwies sich der Unterschied zwischen beiden Längengruppen als signifikant ($p=0.05$, einseitige Fragestellung).

Die mittleren Anzahlen an Fischlarven in den Mägen von Hering und Sprot sind mit den zugehörigen Standardfehlern, den Anteilen an bis zur Art identifizierten Larven und den Anzahlen an beprobten Stationen bzw. den analysierten Mägen in den Tab. 26 und 27 dargestellt. Eine detaillierte Auflistung der mittleren Anzahlen an Fischlarven auf jeder Probennahme-Station ist den Anhangstab. 19 und 20 zusammengestellt.

Tab. 26 Fischlarven in Heringsmägen: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Larven sowie Anzahl beprobter Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischlarven mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
März 1988	12	598	0.0104	0.0047	44.7
April 1988	1	193	0.0157	0.0118	68.3
April 1991	7	283	0.0020	0.0020	0
Mai 1988	1	261	0.0605	0.0192	90.1
Mai 1991	12	474	0.0104	0.0085	80.0
Juni 1990	12	562	0.0535	0.0361	68.7
Juli 1987	3	148	0.0348	0.0189	0
Juli 1988	8	233	0.0007	0.0007	0
Juli 1991	15	473	0.0023	0.0023	100.0
August 1988	4	165	0.0057	0.0057	0
August 1991	11	461	0.2945	0.0676	12.9
September 1988	1	306	0	0	0

Tab. 27 Fischlarven in Sprottmägen: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Larven sowie Anzahl beprobter Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischlarven mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
März 1988	11	528	0.0606	0.0172	57.7
April 1988	5	200	0.0110	0.0110	50.0
April 1991	9	355	0	0	0.0
Mai 1988	1	97	0	0	0
Mai 1991	14	526	0.0007	0.0007	0
Juni 1990	12	506	0.7456	0.3429	48.5
Juli 1988	2	87	0	0	0
Juli 1991	14	535	0.0229	0.0193	66.7
August 1988	3	86	0	0	0
August 1991	11	326	0	0	0

Maximale Werte von 0.30 Fischlarven pro Herings- und 0.75 Larven pro Sprottmagen traten im August 1991 bzw. Mai/Juni 1990 auf. Weitere überdurchschnittliche, aber deutlich geringere Werte von 0.05-0.06 Larven wurden in den Mägen von Heringen im Mai 1988 und Mai/Juni 1990 und von Sprotten im März 1988 festgestellt.

Basierend auf den Arten-Anteilen (Anhangstab. 21) wurden die in Tab. 28 und 29 dargestellten mittleren Absolutwerte an Dorsch-, Sprott- und Flunderlarven in den Mägen von Hering und Sprott hochgerechnet. Da nicht zu allen Probennahmeterminen Larven bis zur Art identifiziert werden konnten, bildete beim Hering eine mittlere prozentuale Artzusammensetzung für die Monate März-Mai und Juni-August und beim Sprott eine mittlere Zusammensetzung über alle Termine die jeweilige Basis der Hochrechnung.

Tab. 28 Fischlarven in Heringsmägen: mittlere Anzahl an Larven unterschiedlicher Fischarten pro Magen, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischlarven		
			Dorsch	Sprott	Flunder
März 1988	12	598	0.0039	0.0065	0
April 1988	1	193	0	0.0157	0
April 1991	7	283	0.0001	0.0015	0.0004
Mai 1988	1	261	0	0.0417	0.0188
Mai 1991	12	474	0	0.0104	0
Juni 1990	12	562	0	0.0535	0
Juli 1987	3	148	0.0034	0.0314	0
Juli 1988	8	233	<0.0001	0.0006	0
Juli 1991	15	473	0.0023	0	0
August 1988	4	165	0.0006	0.0051	0
August 1991	11	461	0.0337	0.2608	0
September 1988	1	306	0	0	0

Tab. 29 Fischlarven in Sprottmägen: mittlere Anzahl an Larven unterschiedlicher Fischarten pro Magen, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischlarven		
			Dorsch	Sprott	Flunder
März 1988	11	528	0	0	0.0606
April 1988	5	200	0.0110	0	0
April 1991	9	355	0	0	0
Mai 1988	1	97	0	0	0
Mai 1991	14	526	<0.0001	0.0006	<0.0001
Juni 1990	12	506	0.0080	0.7306	0.0070
Juli 1988	2	87	0	0	0
Juli 1991	14	535	0.0057	0.0171	0
August 1988	3	86	0	0	0
August 1991	11	326	0	0	0

Sprottlarven waren die weitaus häufigsten Larven in den Mägen beider Bruträuber. Im August 1991, Mai 1988 und Mai/Juni 1990 stellten Sprottlarven mit 0.26, 0.04 und 0.05 Exemplaren pro Heringsmagen jeweils 89, 100 und 69% der bis zur Art identifizierten Fischlarven. Die insgesamt identifizierten 4 Dorschlarven resultierten in maximal 0.03 Dorschlarven pro Heringsmagen im August 1991. Flunderlarven waren ebenfalls selten (maximal: 0.02 Larven pro Magen im Mai 1988).

Für den Sprott zeigte sich ein ähnliches Ergebnis mit einer maximalen mittleren Anzahl von 0.73 Sprottlarven pro Magen im Mai/Juni 1990. Dies entspricht 98% der in diesem Monat identifizierten Fischlarven. An Dorschlarven wurden in den Monaten April 1988, Mai/Juni 1990 und Juli 1991 insgesamt 5 Exemplare identifiziert, was Abundanz-Werten von 0.01 Larven pro Sprottmagen entspricht. Flunderlarven traten in erwähnenswerten Anzahlen lediglich im März 1988 auf (0.06 Larven pro Magen).

Die über alle Probennahmeterminen zusammengefaßten relativen Längen-Häufigkeitsverteilungen von Sprottlarven in den Mägen sind in Abb. 22 dargestellt. Obwohl die Anzahlen der meßbaren Sprottlarven relativ gering waren (46 bzw. 137 Larven), ist ein deutlicher Unterschied in der Größenpräferenz von Hering und Sprott zu erkennen. Während in Heringsmägen alle Längenklassen (einschließlich > 20 mm vertreten waren und maximale Anteile in der Längenklassen 12.5 mm (Klassenmitte) auftraten, wurden in Sprottmägen lediglich Larven ≤ 10 mm gefunden.

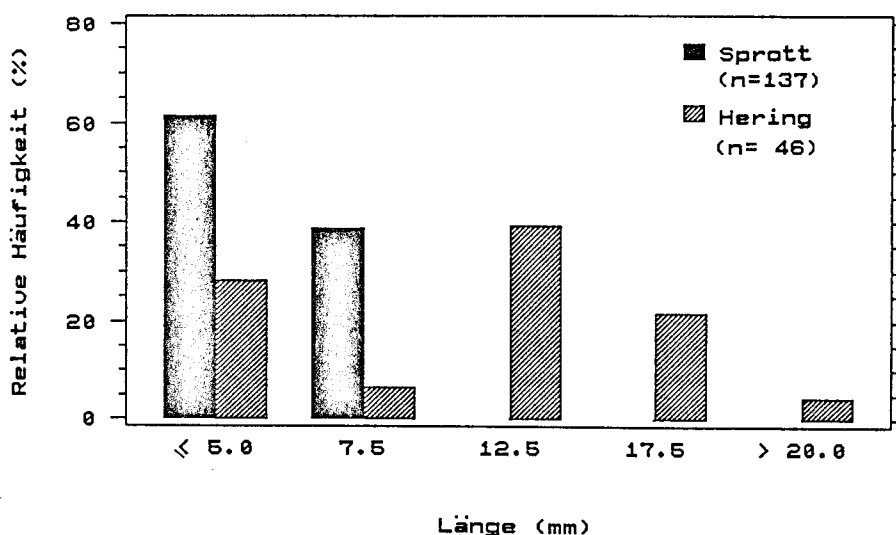


Abb. 22 Relative Längen-Häufigkeiten von Sprottlarven in den Mägen von Hering und Sprott, alle Probennahmeterminen zusammengefaßt, n = Anzahl gemessener Larven.

Mittlere Anzahlen an Fischlarven in Herings- und Sprottmägen, die aus Probennahmen im Laufe der Nacht im oberen Bereich der Wassersäule stammen, sind in Tab. 30 und 31 zusammengestellt.

Beim Vergleich mit den entsprechenden Mageninhalten aus den Tagesfängen im Boden- und Zwischenwasser läßt sich für beide Arten kein Unterschied in den Anzahlen an gefressenen Fischlarven erkennen. Ein entsprechender statistischer Vergleich (U-Test) bestätigte die Nullhypothese (Gleichheit der Mittelwerte, $p=0.05$ bei zweiseitiger Fragestellung). Eine Ausnahme war der August 1988 mit signifikant höheren nächtlichen Mittelwerten beim Hering. Höhere Anteile an bis zur Art identifizierten Larven wurden in der Regel in den Mägen aus Tagesfängen festgestellt.

Tab. 30 Fischlarven in Heringsmägen während der Nacht: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Larven, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischlarven mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
Mai 1991	2	89	0	0	0
Juli 1987	1	37	0.0541	0.0377	0
Juli 1991	1	125	0.0160	0.0160	0
August 1988	4	344	0.0843	0.0248	24.1
August 1991	5	223	0.1390	0.0745	6.5

Tab. 31 Fischlarven in Sprottmägen während der Nacht: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Larven, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fischlarven mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
April 1988	1	29	0	0	0
Mai 1988	1	110	0	0	0
Juli 1988	2	18	0	0	0
Juli 1991	4	146	0.0319	0.0180	0
August 1988	4	138	0.0022	0.0022	0
August 1991	6	119	0.0036	0.0036	0

Die zur Überprüfung der Abhängigkeit von in den Sprottmägen gefundenen Anzahlen an Fischlarven und Dauer der Schleppnetzfüge durchgeführten Rangvarianzanalysen erbrachten keine signifikanten Unterschiede im Auftreten von Fischlarven ($p=0.05$) (Tab. 32). Auch die Anzahlen an bis zur Art identifizierbaren Larven sind von der Schleppzeit offensichtlich weitgehend unabhängig (Rangvarianzanalyse, $p=0.05$).

Tab. 32 Fischlarven in Sprottmägen in Abhängigkeit von der Dauer des Fanges: Rangvarianz-analytischer Vergleich der Anzahlen von Larven insgesamt und von bis zur Art identifizierten Exemplaren in den Mägen von Sprotten aus Schleppnetzfangen mit unterschiedlicher Einsatzdauer.

Anzahl Fischlarven						Anzahl bis zur Art identif. Fischlarven			
Schleppzeit	Anzahl Hols	arithmet. Mittel	Rang- mittel	H-Test Wert	auf 5% Niveau signif.	arithmet. Mittel	Rang- mittel	H-Test Wert	auf 5% Niveau signif.
< 30 min.	7	0.0103	74.6	3.0	nein	0.0000	61.0	2.4	nein
30-39 min.	16	0.0083	58.8			0.0022	65.1		
40-49 min.	7	0.0021	57.1			0.0000	61.0		
50-59 min.	13	0.2313	66.4			0.1381	71.4		
60 min.	91	0.0535	69.5			0.0145	68.4		

5.1.4 Klein-Fische

Entsprechend des für Fischeier und -larven verwendeten Schemas werden in diesem Kapitel die Häufigkeitsverteilungen der Gesamt-Anzahlen von 0-Gruppen Individuen und adulten Klein-Fischen, die entsprechenden Mittelwerte pro Magen sowie die Anteile einzelner Arten und die hochgerechneten Mittelwerte für die unterschiedlichen Arten präsentiert. Weiterhin wird untersucht, ob ein nächtlicher Wegfraß von Fischen in der oberen Wassersäule stattfindet. Zur Feststellung der vom Hering zu bewältigenden Beutegröße werden die Längen-Häufigkeitsverteilungen von Sprotten und Grundeln in Heringsmägen dargestellt.

Klein-Fische wurden in Heringsmägen im März 1988, April und Juli 1991 sowie August 1988 und 1991 festgestellt (Tab. 33). Die Präsenz war dabei in allen Monaten mit maximal 9% (April 1991) gering. Die Häufigkeiten der Gesamt-Anzahlen sind geprägt von sehr vielen Nullwerten und einigen Einzelexemplaren. Auch Probennahmen im September und Oktober 1988, nach Beendigung der Laichzeit des Dorsches, erbrachten keine wesentlich abweichenden Ergebnisse. Die im September im Randbereich des Beckens (Abb. 44) auf einer Dauerstation gefangenen Heringe hatten zwar eine größere Anzahl Grundeln aber keine Jungfische gefressen.

Im Gegensatz zu den Fischlarven wurden Klein-Fische hauptsächlich von Heringen ≥ 22 cm aufgenommen. Ein statistischer Vergleich (U-Test) basierend auf allen Mageninhalten, also auch den im Laufe der Nacht gesammelten Proben, bestätigte diesen Unterschied als signifikant ($p=0.05$, einseitige Fragestellung).

Das Auftreten von Klein-Fischen in Sprottmägen war auf einen einzigen Magen aus dem Juli 1991 begrenzt (Tab. 34).

Tab. 33 Klein-Fische in Heringsmägen: Häufigkeit des Auftretens von Gesamt-Anzahlen an Fischen je Magen von Heringen aus den Längengruppen < 22 cm und ≥ 22 cm zu unterschiedlichen Probennahmetermen.

Monat/Jahr	Längenbereich	Häufigkeit des Auftretens von Fischanzahlen											
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	13
März 1988	< 22 cm	422	2										
	≥ 22 cm	171	3										
April 1988	< 22 cm	64											
	≥ 22 cm	129											
April 1991	< 22 cm	122											
	≥ 22 cm	146	11	3		1							
Mai 1988	< 22 cm	113											
	≥ 22 cm	148											
Mai 1991	< 22 cm	249											
	≥ 22 cm	225											
Juni 1990	< 22 cm	217											
	≥ 22 cm	345											
Juli 1987	< 22 cm	38											
	≥ 22 cm	110											
Juli 1988	< 22 cm	51											
	≥ 22 cm	182											
Juli 1991	< 22 cm	246											
	≥ 22 cm	227	1										
August 1988	< 22 cm	66											
	≥ 22 cm	98	1										
August 1991	< 22 cm	248	5	4		1							
	≥ 22 cm	194	8	1									
September 1988	< 22 cm	93	3	3	1								
	≥ 22 cm	167	22	6	2	2	3	1	1				2
Oktober 1988	< 22 cm	913											
	≥ 22 cm	286	2										

Tab. 34 Klein-Fische in Sprottmägen: Häufigkeit des Auftretens von Gesamt-Anzahlen an Fischen je Magen von Sprotten aus den Längengruppen < 12 cm und ≥ 12 cm zu unterschiedlichen Probennahmetermen.

Monat/Jahr	Längenbereich	Häufigkeit des Auftretens von Fischanzahlen											
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	>10
März 1988	< 12 cm	157											
	≥ 12 cm	371											
April 1988	< 12 cm	27											
	≥ 12 cm	173											
April 1991	< 12 cm	48											
	≥ 12 cm	307											
Mai 1988	< 12 cm	39											
	≥ 12 cm	58											
Mai 1991	< 12 cm	31											
	≥ 12 cm	495											
Juni 1990	< 12 cm	103											
	≥ 12 cm	403											
Juli 1988	< 12 cm	13											
	≥ 12 cm	74											
Juli 1991	< 12 cm	102											
	≥ 12 cm	433		1									
August 1988	< 12 cm	-											
	≥ 12 cm	86											
August 1991	< 12 cm	30											
	≥ 12 cm	296											

Die mittleren Anzahlen an Klein-Fischen in den Mägen vom Hering sind mit den zugehörigen Standardfehlern, den Anteilen an bis zur Art identifizierbaren Individuen und den Anzahlen an beprobten Stationen bzw. den analysierten Mägen in Tab. 35 für jeden Probennahmetermin aufgeführt. Detailliertere Angaben zu der mittleren Anzahl auf jeder beprobten Station sind der Anhangstab. 22 zu entnehmen.

Für den Sprott wurde auf entsprechende Darstellungen aufgrund der äußerst geringen Präsenz von Klein-Fischen in den Mägen verzichtet.

Tab. 35 Klein-Fische in Heringsmägen: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Individuen sowie Anzahl beprobter Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fische mittlere Anzahl	Standardfehler	Anteil identif.
März 1988	12	598	0.0087	0.0044	59.5
April 1988	1	193	0	0	0
April 1991	7	283	0.0417	0.0117	38.3
Mai 1988	1	261	0	0	0
Mai 1991	12	474	0	0	0
Juni 1990	12	562	0	0	0
Juli 1987	3	148	0	0	0
Juli 1988	8	233	0	0	0
Juli 1991	15	473	0.0007	0.0007	100.0
August 1988	4	165	0.0065	0.0065	0
August 1991	11	461	0.0720	0.0194	17.6
September 1988	1	306	0.3628	0.0689	100.0
Oktober 1988	4	1202	0.0016	0.0010	0

Maximale Anzahlen von 0.36 Klein-Fischen pro Heringsmagen wurden im September 1988 festgestellt, wobei alle Individuen eindeutig als Grundeln identifiziert werden konnten. Wesentlich geringere mittlere Anzahlen wurden im April und August 1991 (0.04 bzw. 0.07 Exemplare pro Magen) und zu den verbleibenden Probennahmeterminen ermittelt (< 0.01 Exemplare pro Magen).

Die auf Basis der Anteile einzelner Arten (Anhangstab. 23) hochgerechneten mittleren Anzahlen an Dorsch-, Sprott- und Seequappen-Jungfischen sowie Grundeln sind in Tab. 36 aufgeführt.

Im Zeitraum März-Mai traten generell nur Grundeln in den Mägen von Heringen auf. Nur im Juli und August konnten Jungfischen identifiziert werden. Für den August 1991 wurden 0.04 Dorsch-Jungfische pro Magen ermittelt.

Tab. 36 Klein-Fische in Heringsmägen: mittlere Anzahl an Fischen unterschiedlicher Arten pro Magen, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fische			
			Dorsch	Sprott	See- quappe	Grundel
März 1988	12	598	0	0	0	0.0087
April 1988	1	193	0	0	0	0
April 1991	7	283	0	0	0	0.0417
Mai 1988	1	261	0	0	0	0
Mai 1991	12	474	0	0	0	0
Juni 1990	12	562	0	0	0	0
Juli 1987	3	148	0	0	0	0
Juli 1988	8	233	0	0	0	0
Juli 1991	15	473	0	0	0.0007	0
August 1988	4	165	0	0.0065*	0	0
August 1991	11	461	0.0351	0.0238	0	0.0130
September 1988	1	306	0	0	0	0.3628

* die nicht in der Tabelle berücksichtigten Nachtfänge enthielten an identifizierbaren Fischen lediglich Sprotten

Die mittleren Anzahlen an Klein-Fischen in den Mägen von Heringen und Sprotten aus dem oberen Bereich der Wassersäule aus nächtlichen Probennahmen sind in Tab. 37 und 38 dargestellt. Im August 1988 und 1991 enthielten die Mägen von nachts gefangenen Heringen deutlich höhere Abundanzwerte (0.08 bzw. 0.18 Fische pro Magen) im Vergleich zu den Tagesfängen (< 0.01 bzw. 0.07 Fische pro Magen). Ein entsprechender Unterschied wurde in anderen Monaten nicht festgestellt. So enthielten im Juli 1987, Mai und Juli 1991 nachts gefangenen Heringe überhaupt keine Fische in den Mägen.

Tab. 37 Klein-Fische in Heringsmägen während der Nacht: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Individuen, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fische		
			mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
Mai 1991	2	89	0	0	0
Juli 1987	1	37	0	0	0
Juli 1991	1	125	0	0	0
August 1988	4	344	0.0756	0.0590	76.9
August 1991	5	223	0.1839	0.0741	43.9
Oktober 1988	2	661	0.0015	0.0015	0

Wie in den Tagesfängen wiesen die nachts gefangenen Sprotten nur äußerst geringen Anzahlen an Klein-Fischen in den Mägen auf (insgesamt 3 Individuen).

Tab. 38 Klein-Fische in Sprottmägen während der Nacht: mittlere Anzahl pro Magen und Standardfehler des Mittelwertes, prozentualer Anteil der bis zur Art identifizierten Individuen, Anzahl der beprobten Stationen und analysierter Mägen.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Fische mittlere Anzahl	Standard- fehler	Anteil identif.
April 1988	1	29	0.0690	0.0479	0
Mai 1988	1	110	0	0	0
Juli 1988	2	18	0	0	0
Juli 1991	4	146	0.0068	0.0068	0
August 1988	4	138	0	0	0
August 1991	6	119	0	0	0

In Abb. 23 sind die relativen Längen-Häufigkeiten von 0-Gruppen Sprotten und Grundeln in Heringsmägen dargestellt. Der größte Anteil der gefressenen Individuen war 20-35 mm lang. Maximale Anzahlen traten jeweils in der Längenklasse 27.5 mm (Klassenmitte) auf. Dabei waren die Längen-Häufigkeitsverteilungen von beiden Beutearten sehr ähnlich. Die größte Beutelänge betrug 41 mm.

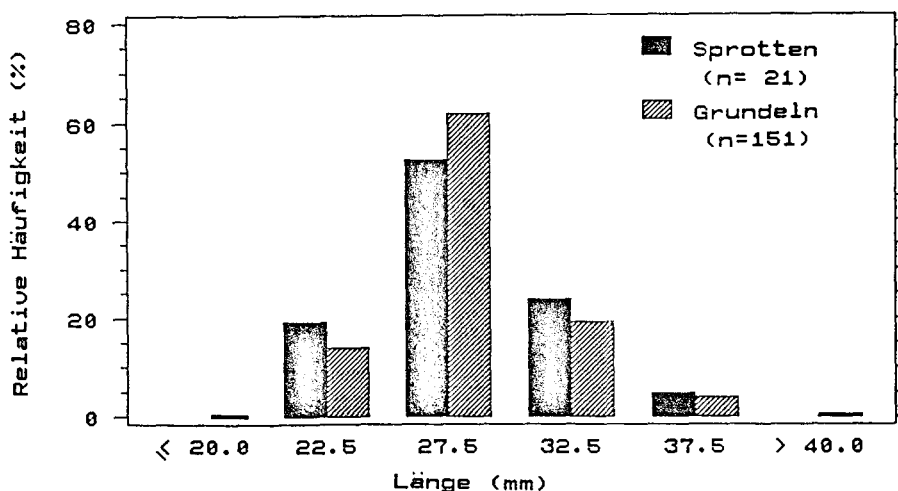


Abb. 23 Relative Längen-Häufigkeiten von 0-Gruppen Sprotten (alle Probennahmetermine) und Grundeln (September 1988) in Heringsmägen, n = Anzahl gemessener Individuen.

5.1.5 Korrelationsanalyse an Nahrungskomponenten

Die Ergebnisse der Rangkorrelationsanalysen zwischen den Mageninhaltsgewichten an Copepoden und Cladoceren sowie den Anzahlen identifizierter Fischeier, -larven und Klein-Fische in den Mägen sind für Hering und Sprott getrennt in den Tab. 39 und 40 aufgeführt. Die Beutegruppen Klein-Fische, Mysidaceen und Polychaeten wurden aufgrund ihrer geringen Bedeutung als Nahrung der Sprotte nur beim Hering berücksichtigt. Dargestellt sind in den Tabellen je Beutekombination die Signifikanz (5% Niveau) und Richtung der Korrelationskoeffizienten für jeden Probennahmetermin.

Tab. 39 Mageninhalte vom Hering: Ergebnisse der Rangkorrelationsanalysen nach Spearman für die Mageninhaltsgewichte an taxonomischen Großgruppen und Anzahlen an Jugendstadien von Fischen. Jedes Symbol steht für einen Probennahmetermin: o keine signifikante Korrelation ($p > 5\%$), + signifikante positive Korrelation, - signifikante negative Korrelation.

Nahrungs-komponente	Cladocera	Fischeier	Fischlarven	Fisch	Mysidacea	Polychaeta
Copepoda	++++++ o --	+++++++ oo	+ oooooooo	+ oooo	+++ ooooo --	+++ oooooo
	Cladocera	ooo -----	oooooooo	ooo	ooooo --	+ oooooo
		Fischeier	++ oooooooo	oooo	++ oooooo -	+++ oooooo
			Fischlarven	+ oooo	+ oooooooo	+ oooooo
				Fisch	++ oo	+ ooo
					Mysidacea	++++ oooo

Der hohe Anteil nicht signifikanter Korrelationen beim Hering deutet auf eine großenteils unabhängige Variation in der Menge einzelner Beutegruppen in den Mägen hin. Die drei Hauptgruppen Copepoden, Cladoceren und Fischeier zeigten jedoch beim Hering ebenso wie bei der Sprotte deutliche Abhängigkeiten: die Anzahlen an Fischeiern variierten überwiegend gleichlaufend mit der Menge an Copepoden (signifikante Korrelationen bei 9 von 11 bzw. 6 von 10 Probennahmeterminen); dagegen variierten sie meist gegenläufig mit der Menge an Cladoceren (signifikante Korrelationen bei 5 von 8 bzw. 4 von 9 Terminen). Eine Abhängigkeit der Menge an Fischeiern von anderen Beutegruppen wurde nicht deutlich. Auch für Fischlarven zeigte sich keine Abhängigkeit von anderer Nahrung. Mysidaceen und Polychaeten waren in Heringsmägen in der Hälfte aller Fälle signifikant positiv korreliert und auch für Klein-Fische ergaben sich einige positive Korrelationen zu den Inhaltsgewichten an Mysidaceen und Polychaeten (signifikant bei 3 von 8 Terminen).

Tab. 40 Mageninhalte vom Sprott: Ergebnisse der Rangkorrelationsanalysen nach Spearman für die Mageninhaltsgewichte an taxonomischen Großgruppen und Anzahlen an Jugendstadien von Fischen. Jedes Symbol steht für einen Probennahmetermin: o keine signifikante Korrelation ($p > 5\%$), + signifikante positive Korrelation, - signifikante negative Korrelation.

Nahrungs-komponente	Cladocera	Fischeier	Fischlarven
Copepoda	+++++ oo -	+++++++ oooo	+ oooo
	Cladocera	++ ooo ----	+ ooo
		Fischeier	++ ooo

5.2 Nahrungsangebot und -selektion

Zur Klärung der zuvor aufgezeigten Abhängigkeiten im Auftreten bestimmter Beutegruppen in den Mägen von Hering und Sprott und zur Behandlung der Nahrungsselektion sollen die zeitlich-räumlichen Überschneidungen im Auftreten der beiden Räuberarten und ihrer Beute im Untersuchungsgebiet dargestellt werden. Für das Mesozooplankton, das Ichthyoplankton und die 0-Gruppen Fische als Nahrungsangebot werden zunächst jeweils getrennt saisonale Trends in den Abundanzen sowie die Vertikal- und Horizontalverteilungen dargestellt und anschließend das jeweilige Nahrungsangebot mit der Zusammensetzung der Mageninhalte unter Einbeziehung der Vertikaleinordnung von Hering und Sprott verglichen. Weiterhin wird die Abhängigkeit der Nahrungsaufnahme von der Größe der Räuber dargestellt.

5.2.1 Abundanz und räumliche Verteilung von Nahrungsorganismen

5.2.1.1 Mesozooplankton

Als Beispiel für die saisonale Bestandsentwicklung des Mesozooplanktons im Verlauf der Laichzeit von Dorsch und Sprott sind in Abb. 24 für den Zeitraum März bis September 1987 die Abundanzen an Copepoden, Cladoceren, Polychaeten und einer zusammengefaßten Gruppe sonstiger Organismen aus vertikal integrierten Fängen dargestellt (unveröfftl. Daten des Baltic Monitoring Programms der HELCOM). Nicht berücksichtigt wurden in dieser Abbildung Nauplien und Rotatorien, die zwar z.T. in sehr hohen Anzahlen im Plankton vorkamen, aber aufgrund ihrer geringen Größe von Hering und Sprott kaum als Nahrung genutzt wurden.

Die Abundanzen an Mesozooplankton nahmen von Anfang April bis Mitte Juli 1987 von 100 auf 24000 Individuen pro m^3 zu und im Laufe des Spätsommers bis Mitte

September wieder auf 8300 Individuen pro m³ ab. Copepoden bildeten in allen Monaten den Hauptbestandteil des Mesozooplanktons. Cladoceren waren von Mai bis September regelmäßig in den Planktonfängen vertreten, traten bis Anfang Juni allerdings nur in sehr geringen Abundanz von < 60 Individuen pro m³ auf. Im Laufe des Sommers stiegen die Abundanz an Cladoceren auf maximale Werte von 1600-1900 Individuen pro m³ im September. Andere Mesozooplankter wie z.B. die Appendicularie *Fritillaria borealis*, die auch in den Mägen von Heringen und Sprotten anzutreffen war, wurden

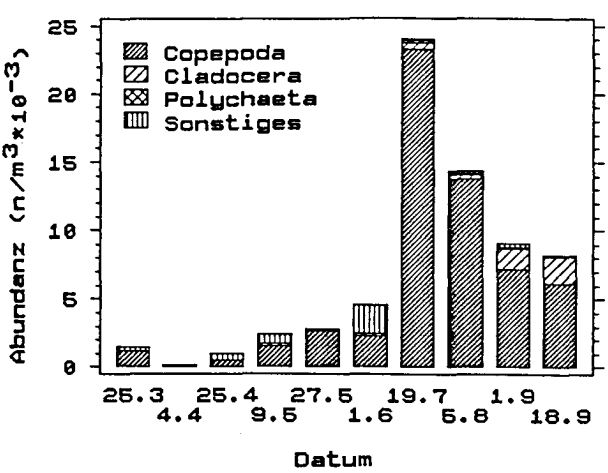


Abb. 24 Mesozooplankton im Bornholm Becken: mittlere Abundanz (n/m³*10⁻³) an taxonomischen Großgruppen (gesamte Wassersäule) auf der Station BMPK2 (BMP Daten unveröffl.) zu verschiedenen Probennahmeterminen 1987.

in größeren Anzahlen lediglich im Juni festgestellt. Auch Larven von Polychaeten waren von Anfang April bis zum September regelmäßig, wenn auch in geringen Abundanz von 2-140 Individuen pro m³ im Plankton vertreten.

In Abb. 25 sind die mittleren Abundanz des Mesozooplanktons im 2. und 3. Quartal der Jahre 1979-1988 dargestellt (Anon. 1990d). Vor allem im 3. Quartal traten hohe Variationen von Jahr zu Jahr auf. Dabei waren insbesondere die Abundanz an Cladoceren erheblichen Schwankungen unterworfen. Im Verlauf der Zeitserie zeichnete sich das Jahr 1987 durch extrem geringe Gesamt-Abundanz im 2. Quartal und sehr niedrige Abundanz an Cladoceren in beiden Quartalen aus.

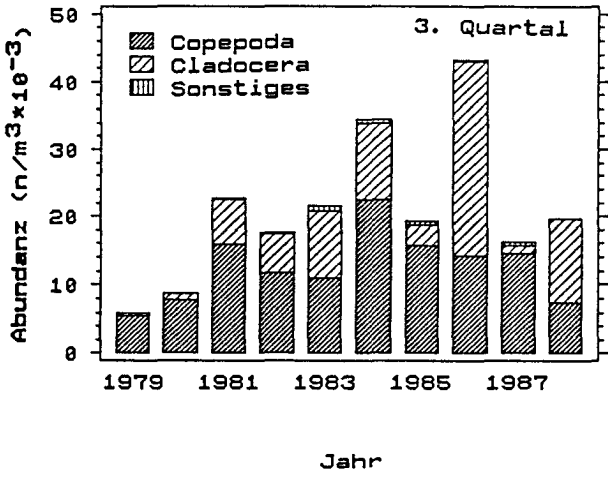
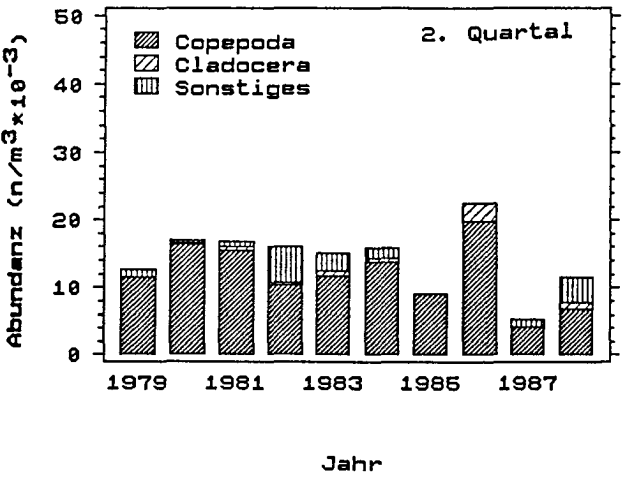


Abb. 25 Mesozooplankton im Bornholm Becken: mittlere Abundanz (n/m³*10⁻³) an taxonomischen Großgruppen (gesamte Wassersäule) auf der Station BMPK2 (Anon. 1990d) im 2. und 3. Quartal 1979-88.

Als Basis eines Vergleiches der Vertikaleinordnung von Beute und Räuber sollen Ergebnisse von Müller & Zuzarte (1989) zur Charakterisierung des Planktonangebotes herangezogen werden. Basierend auf Fängen von drei Dauerstationen mit einem geschleppten Mehrfach-Schließnetz (siehe Kapitel 4.1.4) im April, Juli und September 1987 werden in Abb. 26 das Trockengewicht und das Verdrängungsvolumen des Mesozooplanktons in 10 m Tiefenintervallen während des Tages und der Nacht dargestellt.

Maximale Biomassen (Volumina und Trockengewichte) an Mesozooplankton wurden im April in 55-70 m und im September in 70-80 m Wassertiefe festgestellt. Während im April die Biomassen im oberen Wasserkörper gering waren, traten im September auch relativ hohe Werte flacher als 40 m auf. Im Juli waren hohe Werte über die gesamte Wassersäule verteilt, mit einem nächtlichen Maximum bei 10 m Wassertiefe. Eindeutige Tag- und Nachtunterschiede konnten allerdings nicht festgestellt werden. Aufgrund der nicht quantitativen Fänge an kleinerem Mesozooplankton beschränkte sich die von Müller & Zuzarte (1989) durchgeführte detaillierte Analyse der Vertikalverteilung unterschiedlicher Arten und Gattungen auf adulte Copepoden und Cladoceren, die auch den Hauptbestandteil der Nahrung von Hering und Sprott bildeten.

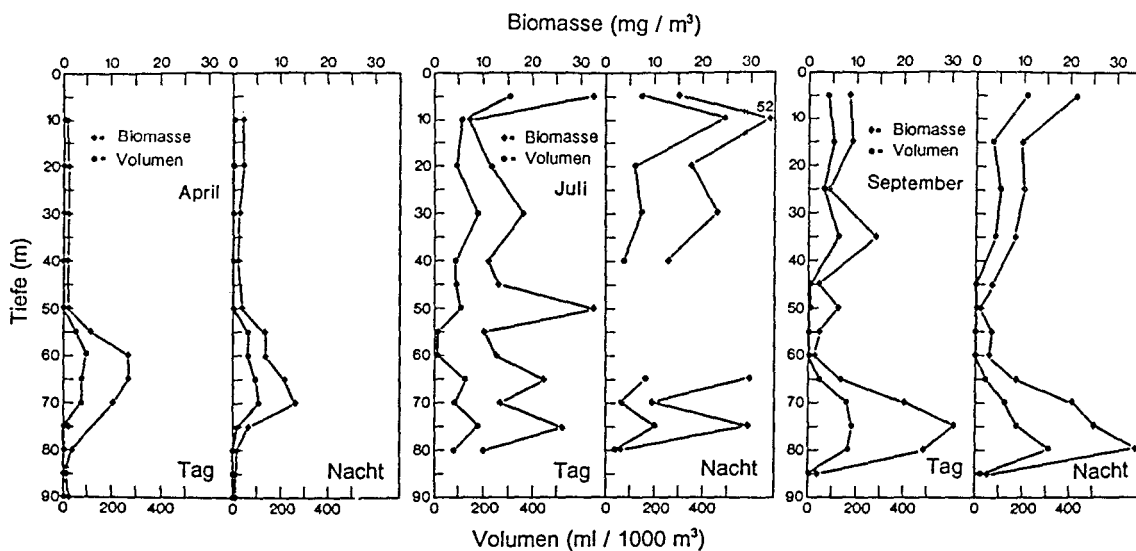


Abb. 26 Mesozooplankton im Bornholm Becken: Vertikalverteilung der Biomasse als Verdrängungsvolumen ($\text{ml}/1000 \text{ m}^3$) und Trockengewicht (mg/m^3) während des Tages und der Nacht im April, Juli und September 1987 (nach Müller & Zuzarte 1989).

In Abb. 27 sind die Vertikalverteilungen der Cladocerenarten *Evadne nordmanni*, *Podon intermedius* und *Bosmina coregoni maritima* im Juli bzw. September 1987 dargestellt. Deutlich ist, daß die Hauptkonzentrationen im Laufe des Tages und der Nacht im oberen Bereich der Wassersäule angetroffen wurden, und daß die Dichten unterhalb 50 m Wassertiefe mit maximal 100 Individuen pro m^3 nur 10% der Werte in den oberen 30 m betragen.

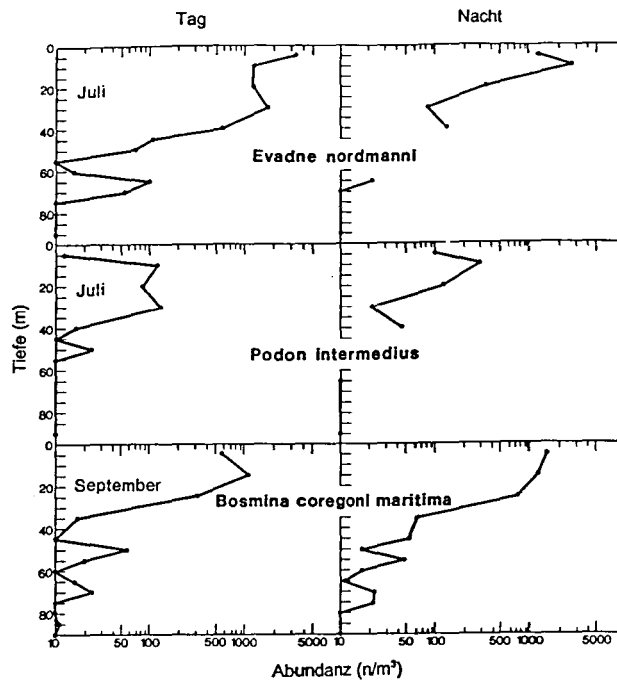


Abb. 27 Vertikalverteilung von Cladoceren im Bornholm Becken: Abundanzen an *Evadne nordmanni*, *Podon intermedius* und *Bosmina coregoni maritima* (n/m^3) in unterschiedlichen Wassertiefen während des Tages und der Nacht im Juli und September 1987 (nach Müller & Zuzarte 1989).

Abb. 28 enthält die entsprechenden Vertikalverteilungen der drei häufigsten Copepodenarten *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis* und *Centropages hamatus* sowie der Gattung Acartia.

Für *Pseudocalanus elongatus* wurden zumindest im April und Juli klare Abundanzmaxima unterhalb von 50 m Tiefe festgestellt. Dagegen zeigten sich für Acartia spp. eindeutige Maxima flacher als 50 m. Für *Temora longicornis* deutet sich als einzige Art eine tägliche Vertikalwanderung an, wobei im April tagsüber höchste Konzentrationen in 55-65 m und im Juli und September in 25-45 m angetroffen wurden, während nachts maximale Werte flacher als 20 m auftraten. Für *Centropages hamatus* ist das Bild im April bei geringen Abundanzen < 10 Individuen pro m^3 uneinheitlich. In den beiden anderen Monaten traten größte Konzentrationen an dieser Copepodenart im oberen Bereich der Wassersäule auf.

Im Vergleich zu den Daten aus dem Baltic Monitoring Programm von der Station BMPK2 zeigten die Konzentrationswerte für Copepoden unterhalb von 50 m Wassertiefe lediglich für den April 1987 eine gute Übereinstimmung (574 Copepoden pro m^3 im Vergleich zu 319 Individuen pro m^3 aus dem Monitoring Programm). Im Juli und September waren aufgrund hoher Anzahlen juveniler Copepodidstadien auch in größeren Wassertiefen die Konzentrationen in den Fängen mit dem geschleppten Mehrfach-Schließnetz um ein Vielfaches niedriger als in den feinmaschigeren WP2-Netzen.

Trotz dieser Einschränkungen im Datenmaterial läßt sich für die als Beute von Hering und Sprott genutzten adulten und älteren juvenilen Copepoden und Cladoceren eine

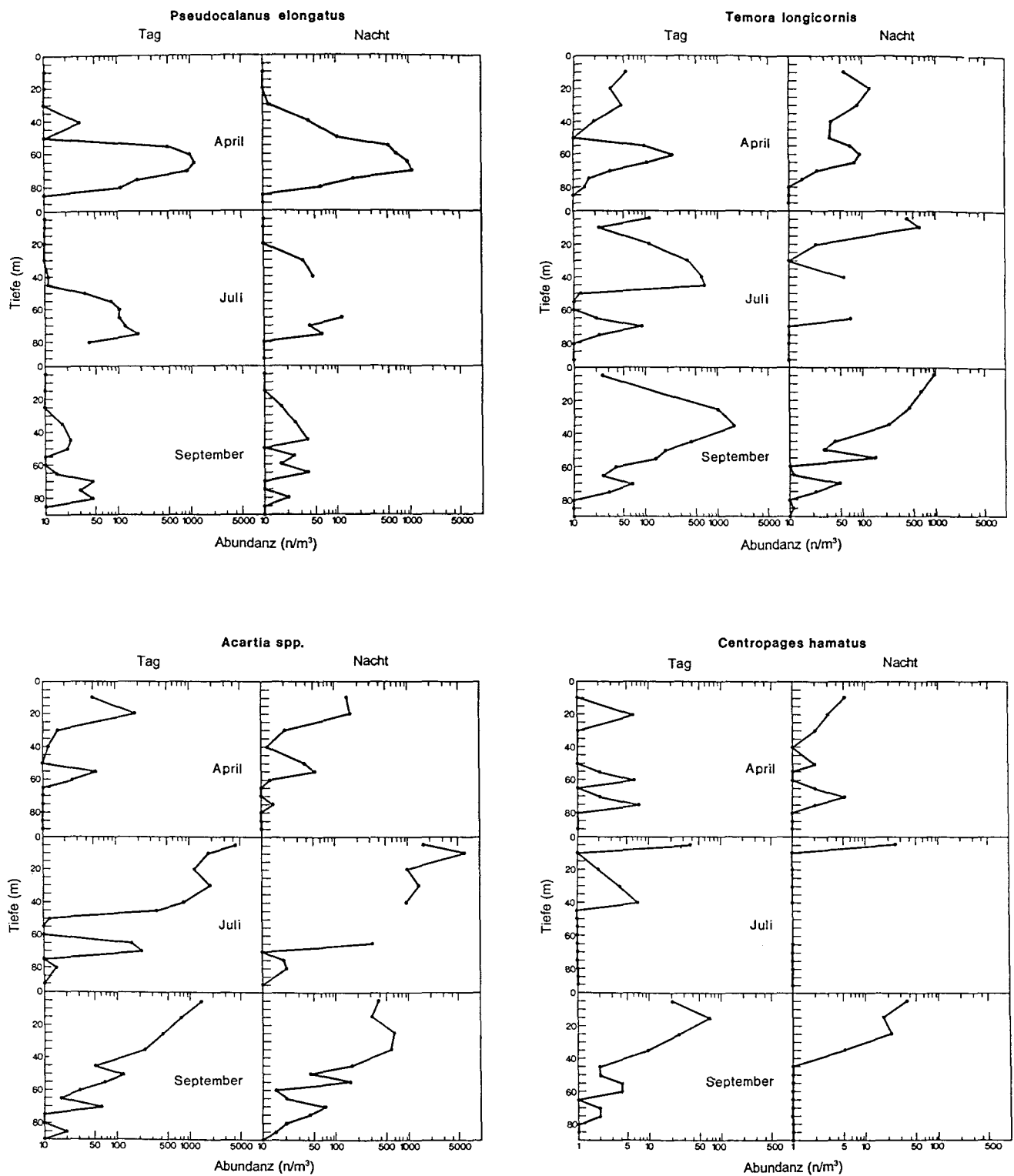


Abb. 28 Vertikalverteilung von Copepoden im Bornholm Becken: Abundanzen an *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*, *Acartia* spp. und *Centropages hamatus* (n/m³) in unterschiedlichen Wassertiefen während des Tages und der Nacht im April, Juli und Spetember 1987 (nach Müller & Zuzarte 1989).

klare Tendenz zunehmender Abundanz vom Frühjahr zum Spätsommer hin feststellen, sowohl im oberen Bereich der Wassersäule wie auch im Boden- und Zwischenwasser. Dabei ist die Zunahme im Oberflächenwasser viel ausgeprägter als in den tieferen Wasserschichten und mit einem entsprechend deutlichen Anstieg der Biomassen gekoppelt. Unterhalb der Halokline ist der Anstieg der Biomasse vor allem auf eine Zunahme in der Abundanz von *Pseudocalanus elongatus* zurückzuführen. Im Oberflächenbereich spielte der Lebenszyklus der Cladoceren eine wesentliche Rolle. *Evadne nordmanni* und *Podon intermedius* traten in geringen Anzahlen bereits im April auf. Mit dem Erscheinen von *Bosmina coregoni maritima* ab Mai war eine signifikante Zunahme in der Abundanz aller Cladocerenarten im Laufe des Sommers zu registrieren.

5.2.1.2 Ichthyoplankton

Abb. 29 zeigt nach Angaben von Wieland (in Vorb.) den saisonalen Gang und jährliche Unterschiede in den Abundanzen von Dorscheiern im Bornholm Becken innerhalb der 60 m Tiefenlinie.

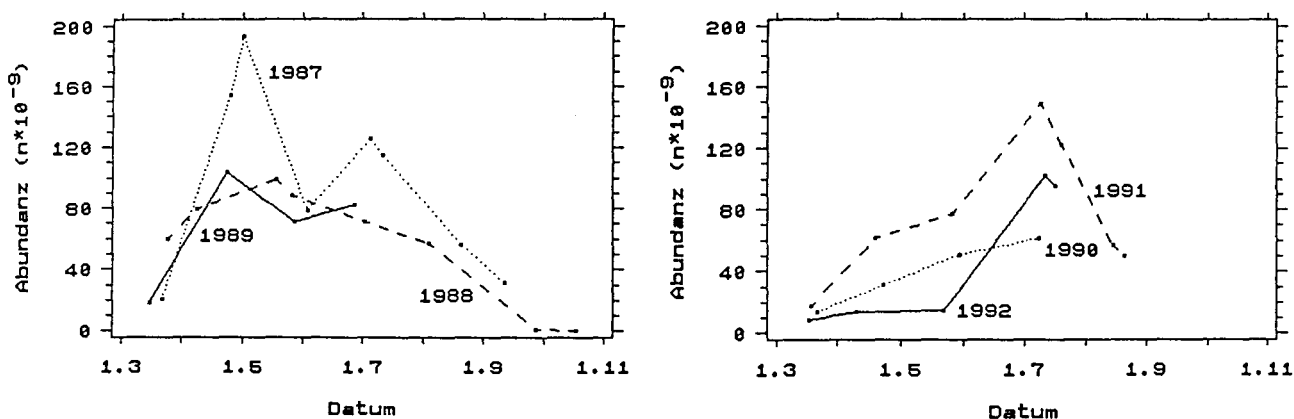


Abb. 29 Abundanz an Dorscheiern (einschließlich unbefruchteter, aber ohne abgestorbene Eier) ($n \cdot 10^{-9}$) im Bornholm Becken in den Jahren 1987-92 (Daten: Wieland in Vorb.).

In den Jahren 1987-1989 traten maximale Abundanzen im Zeitraum April/Mai auf. Ein zweites Maximum konnte 1987 Anfang Juli festgestellt werden und auch Anfang September waren in diesem Jahr noch Dorscheier im Plankton vorhanden. 1988 fielen die Abundanzen dagegen nach dem Maximum im Mai kontinuierlich ab und waren Mitte September nahezu Null. 1989 erlaubt die begrenzte Probennahme keine vergleichende Beurteilung. Generell waren die Abundanzen an Dorscheiern 1987 deutlich höher als in den beiden folgenden Jahren. Für den Zeitraum 1990-1992 deutet sich eine Verschiebung des Höhepunktes der Laichaktivität zu späteren Monaten im Jahr an. Dabei traten im Jahr 1991 ähnlich hohe Abundanzen wie 1987 auf, während im Jahr 1990 die geringsten Abundanzen in der sechsjährigen Zeitserie festgestellt wurden.

Für Sprott, Flunder und Seequappe sind für das Jahr 1988 Abundanz-Indices der Eier als Mittelwerte über alle abgedeckten Stationen in Tab. 41 aufgeführt. Zum Vergleich sind die entsprechenden Mittelwerte an Dorscheiern ergänzt worden.

Tab. 41 Abundanz an Fischeiern (n/m^2) von Dorsch, Sprott, Flunder und Seequappe aus verschiedenen Plankton-Aufnahmen im Jahr 1988 (Wieland unveröffl.).

Monat	Dorsch	Sprott	Flunder	Seequappe
März 1988	9.20	10.56	40.72	0.29
April 1988	10.56	30.38	76.35	0.58
Mai 1988*	15.72		25.15	8.04
Ende Juli/ Anfang August 1988	9.79	0.08	0.00	1.57
September 1988	0.21	0.02	0.00	0.35

* 1. Plankton-Aufnahme

Auf Basis dieser Daten und weiteren Informationen aus der Literatur ist das Nahrungsangebot an Fischeiern in grob quantifizierender Weise in Tab. 42 dargestellt. Auf eine Einbeziehung der Seequappeneier wurde aufgrund mangelnder Informationen über den saisonalen Gang in der Laichaktivität und der insgesamt geringen Abundanzen im Nahrungsangebot des Planktons verzichtet.

Tab. 42 Grob quantitative Einstufung der Laichintensität von Dorsch, Sprott und Flunder sowie das resultierende Gesamt-Nahrungsangebot an Fischeiern im Gebiet des Bornholm Beckens.

Monat/Jahr	Laichintensität			Angebot Fischeier (Summe)
	Dorsch	Sprott	Flunder	
März 1988	+	+	++	++++
April 1988	++	++	+++	++++++
April 1991	+	++	+++	++++++
Mai 1988	++	+++	++	++++++
Mai 1991	++	+++	++	++++++
Juni 1990	++	+++	+	+++++
Juli 1987	+++	+	-	++++
Juli 1988	++	+	-	+++
Juli 1991	+++	+	-	++++
August 1988	+	-	-	+
August 1991	+	-	-	+

Skala

Laichintensität
keine -
gering +
mittlere ++
hohe +++

Im März zu Beginn der Laichzeit von Dorsch und Sprott (Müller & Bagge 1984 bzw. Kändler 1944) zeigen Flundern bereits eine mittlere bis hohe Laichaktivität (Grauman 1975). Im April ist das Laichgeschehen von Dorsch und Sprott bereits intensiviert (Wieland in Vorb., bzw. Grauman 1975), und Flundern haben im April den Höhepunkt der Laichsaison erreicht (Grauman 1975). Im Mai/Juni sind die höchsten Abundanzen an Fischeiern im Plankton zu erwarten, da Dorsch und Sprott hohe bis sehr

hohe Laichaktivitäten zeigen (Wieland in Vorb. bzw. Anon. 1976) und nach Kändler (1944) auch Flundereier noch auftreten. Mitte des Jahres hat die Flunder das Laichen bereits eingestellt (Grimm & Herra 1984) und der Sprott reduziert seine Laichaktivität in der Regel im Juli (Anon. 1976). Beim Dorsch sind in einzelnen Jahren sehr unterschiedliche Verhältnisse anzutreffen. Während z.B. 1988 die Abundanzen im Juli bereits deutlich geringer waren als im Mai, wurde der Höhepunkt der Laichaktivität 1991 erst Anfang Juli erreicht. Im August haben Sprotten in der Regel das Laichen eingestellt (Elwertowski 1960, Grauman 1975); nur Dorsch- und Seequappeneier kommen noch im Plankton vor (Wieland in Vorb. bzw. Kändler 1944).

Abundanzwerte an Fischlarven im Bornholm Becken, die auf Basis von arithmetischen Mitteln aller Bongo-Stationen (Zuzarte unveröfftl.) bestimmten wurden, sind in Tab. 43 zusammengestellt.

Tab. 43 Abundanz an Dorsch-, Sprott-, Flunder- und anderen Fischlarven ($n \cdot 10^{-9}$) im Bornholm Becken aus den Ichthyoplankton-Aufnahmen in den Jahren 1987-89 (Daten: Zuzarte unveröfftl.).

Monat/Jahr	Dorsch	Sprott	Flunder	andere
4.1987	0.4	0.7	5.2	2.2
4.1987	2.1	1.1	11.3	2.5
5/6.1987	3.3	1.7	20.9	3.3
7.1987	3.2	36.2	2.6	7.6
7.1987	2.3	28.1	1.4	4.3
8.1987	0.3	57.6	0.0	8.8
9.1987	1.4	17.8	0.0	7.1
3.1988	1.0	3.8	1.8	1.5
4.1988	2.8	11.2	11.8	2.9
5.1988	34.2	524.5	150.9	2.1
5.1988	32.1	625.8	122.6	0.9
6/7.1988	3.0	88.5	0.5	7.4
7/8.1988	1.2	11.1	0.0	14.1
9.1988	0.0	0.7	0.0	1.7
10.1988	0.1	5.0	0.0	1.1
3.1989	0.0	55.9	1.1	3.2
4.1989	3.5	718.5	128.9	5.1
5.1989	6.4	996.3	25.7	2.4
6.1989	0.4	234.7	0.4	14.1

Für die drei häufigsten Arten Dorsch, Sprott und Flunder waren die Abundanzen von März bis Mai 1988 z.T. sehr viel höher als 1987. 1989 lagen die Abundanzen an Sprottlarven zu allen vier Probennahmeterminen über den Werten aus den entsprechenden Monaten der beiden Vorjahre, während Werte für Dorsch- und Flunderlarven in der Größenordnung von 1987 bzw. 1988 festgestellt wurden (Tab. 43).

Im Artenvergleich dominierten im April und Mai 1987 Flunderlarven, während sie im März bis Mai 1988 nach Sprottlarven lediglich die zweithäufigste Art waren. Im Juli und August beider Jahre waren Sprottlarven die am häufigsten auftretende Larvenart und auch im Jahr 1989 dominierten die Sprottlarven in allen beprobten Monaten von März bis Ende Juni eindeutig. Der Anteil der Dorschlarven war, mit Ausnahme des Mai 1988, zu allen Probennahmeterminen gering.

Das Verhältnis von Dorschlarven zu Dorscheiern im Plankton erreichte im Mai 1988 mit 1:3 ein Maximum. In den anderen Monaten des Jahres 1988 war das Verhältnis mit 1:24 bis 1:59 deutlich geringer. Im Jahr 1987 lag das maximale Verhältnis bei 1:24 (Mai/Juni) und 1989 bei 1:11 (Mai). Für Flunderlarven und -eier ergab sich ein maximales Verhältnis von 1:2 im Mai 1988 und deutlich geringere Verhältnisse im März und April 1988 (1:255 bzw. 1:70). Für den Sprott wurden für diese Monate entsprechende Werte von 1:30 ermittelt.

Den Abb. 30 und 31 sind die von Wieland und Zuzarte (1991), Wieland (in Vorb.) und Gonzalez-Balzar (1994) ermittelten Vertikalverteilungen von Dorsch- und Sprotteiern aus den vertikal-auflösenden Probennahmen zu entnehmen. Generell traten vier verschiedene Szenarien an Vertikalverteilungen auf:

- 1) weitgehende Konzentration auf eine Tiefenstufe mit einer Wassertiefe ≥ 60 m (Dorscheier: April und Juli 1987, Mai/Juni 1989, Sprotteier: April 1987)
- 2) weitgehende Konzentration auf eine Tiefenstufe < 60 m Wassertiefe (Sprotteier: Juli 1987, 1988 und Mai/Juni 1989)
- 3) gleichmäßige Verteilung auf mehrere Tiefenstufen ≥ 55 m Wassertiefe (Dorscheier: Mai/Juni 1990 und Juli 1991)
- 4) Verteilung über den gesamten Bereich der Wassersäule mit maximalen Abundanz auf mehreren Tiefenstufen ≤ 60 m Tiefe (Sprotteier: Mai/Juni 1990 und Juli 1991)

Dem 2. Szenario entspricht auch die nicht in Abb. 30 dargestellte Vertikalverteilung von Dorscheiern im Mai 1991 (Wieland in Vorb.). Eine Ende Mai/Anfang Juni 1990 beobachtete Tendenz, daß Sprotteier des jüngsten Eistadiums in flacheren Wasserschichten auftraten, konnte für den Juli 1991 bestätigt werden. Eine Analyse von 11 Vertikal-Aufnahmen zu unterschiedlichen Tageszeiten ergab eine sehr hohe Abundanz an frisch abgelaichten Sprotteiern in den obersten 40 m im Laufe der späten Nacht- und der frühen Morgenstunden (Gonzalez-Balzar 1994).

Die Vertikalverteilung von Flundereiern wurde von Wieland (unveröfftl.) im April 1987, bzw. Mai/Juni 1989, 1990 und 1991 untersucht. Eier traten im Mai/Juni im gesamten Tiefenbereich unterhalb von 20 m mit maximalen Konzentrationen in 50-60 m auf. Lediglich im April 1987 lag das Zentrum der Vertikalverteilung tiefer; maximale Dichten konnten in 70 m Tiefe festgestellt werden.

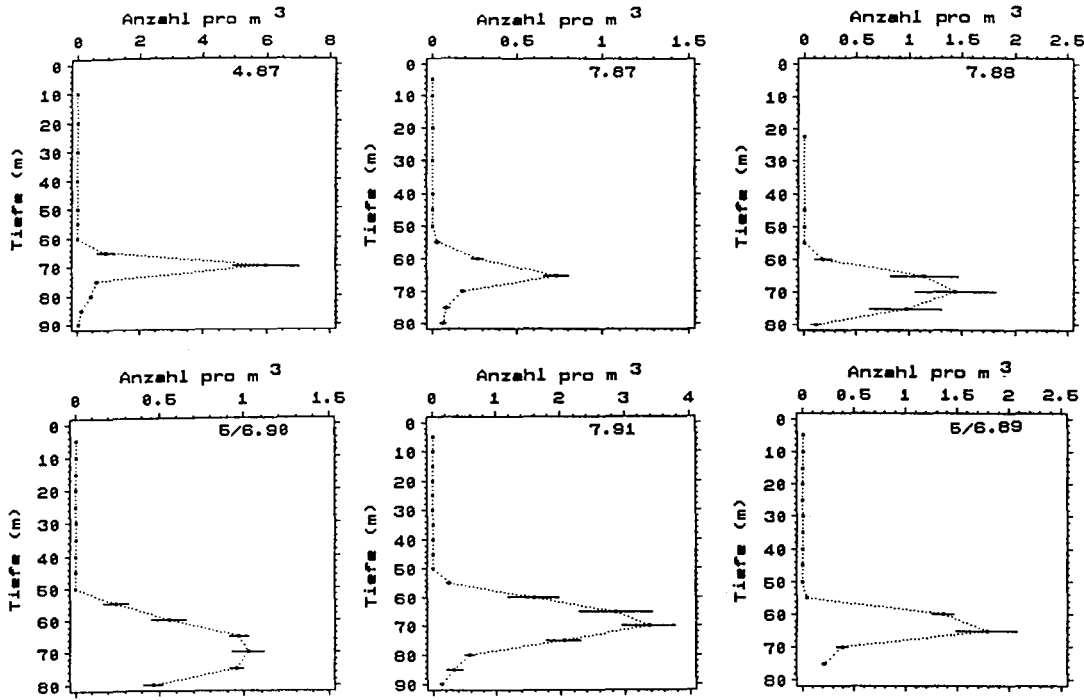


Abb. 30 Vertikalverteilung von Dorscheiern: mittlere Abundanzen (n/m^3) und Standardfehler in unterschiedlichen Tiefenstufen zu verschiedenen Probennahmeterminen (Daten: Wieland & Zuzarte 1991, Wieland in Vorb.).

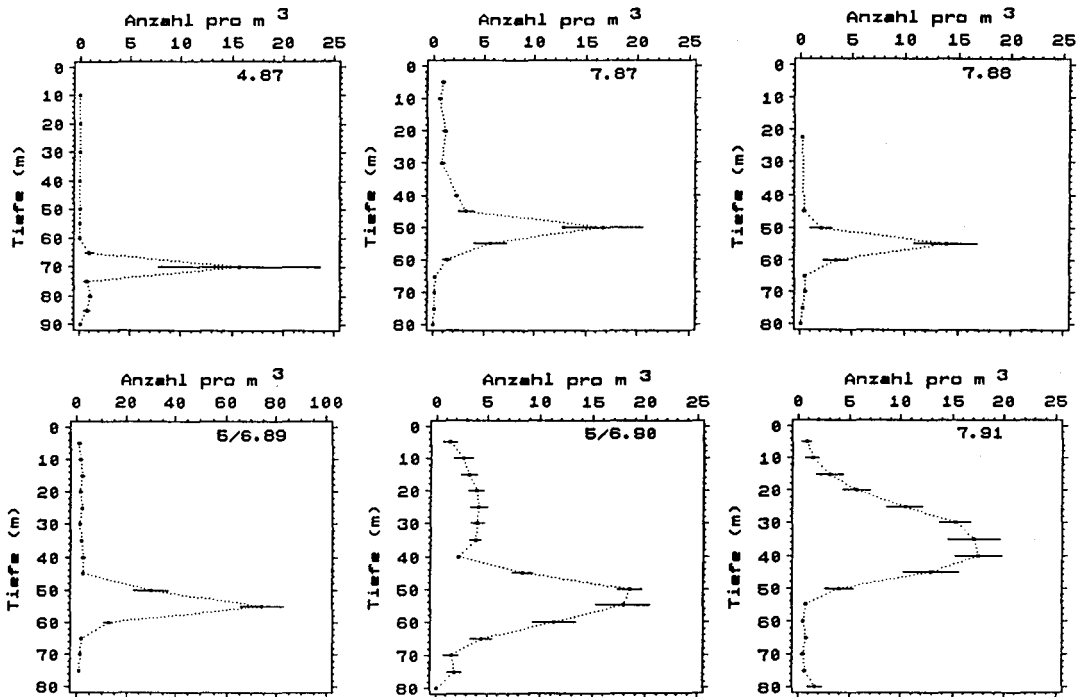


Abb. 31 Vertikalverteilung von Sprotteiern: mittlere Abundanzen (n/m^3) und Standardfehler in unterschiedlichen Tiefenstufen zu verschiedenen Probennahmeterminen (Daten: Wieland & Zuzarte 1991, Gonzalez-Balzar 1994).

Zur Vertikaleinordnung von Seequappeneiern wurde bisher Material von Mai/Juni 1989, 1990, Juli 1987 und 1991 bearbeitet (Gonzalez-Balzar unveröfftl., Wieland unveröfftl.). Während die Eier im gesamten Zwischen- und Bodenwasser unterhalb von 45 m Tiefe zu finden waren, wurden maximale Dichten übereinstimmend in 50-65 m festgestellt.

Die Vertikalverteilungen von Dorsch- und Sprottlarven wurden auf allen bisher angesprochenen Dauerstationen untersucht und zusätzlich im Juni 1989 eine entsprechende Analyse durchgeführt (Wieland und Zuzarte 1991, Zuzarte unveröfftl., GrønkJaer in Vorb.). Die Vertikalverteilungen für Termine, an denen ausreichendes Probenmaterial gewonnen werden konnte, sind den Abb. 32 und 33 zu entnehmen. Zusammenfassend kann die Vertikaleinordnung von Dorsch- und Sprottlarven folgendermaßen beschrieben werden:

- Dorschlarven zeigten maximale Konzentrationen in 20-40 m und 60-80 m Wassertiefe (Ausnahme: Ende Mai/Anfang Juni 1989 trat das Maximum unterhalb der Halokline nicht auf).
- Sprottlarven traten in höchsten Konzentrationen in den oberen 10 m der Wassersäule und im Bereich von 25-40 m auf (Ausnahme: im Juli 1988 und Mai/Juni 1990 wurden die höchsten Konzentrationen unterhalb von 60 m Wassertiefe festgestellt).

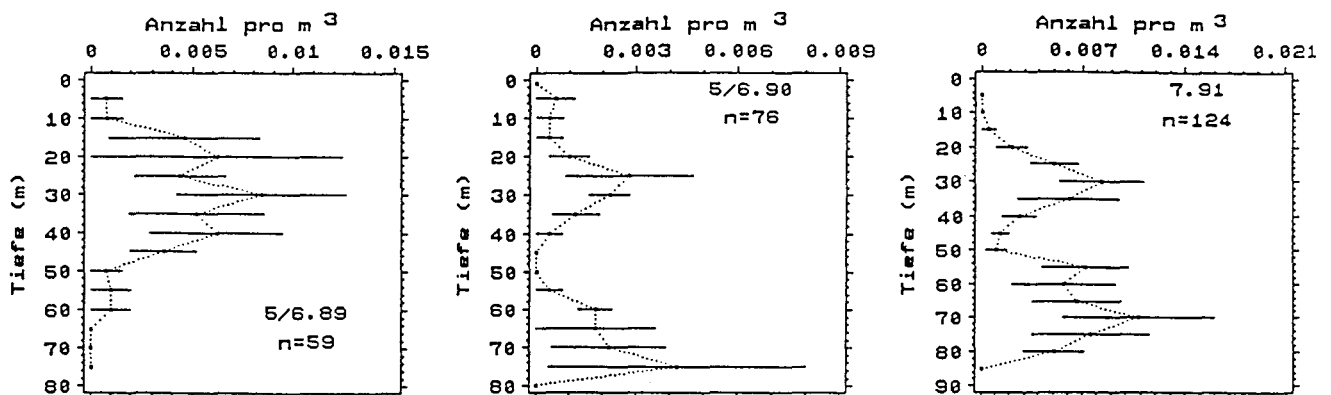


Abb. 32 Vertikalverteilung von Dorschlarven: mittlere Abundanzen (n/m^3) und Standardfehler in unterschiedlichen Tiefenstufen zu verschiedenen Probennahmetermen, n = Anzahl an Larven (Daten: GrønkJaer in Vorb., Zuzarte unveröfftl.).

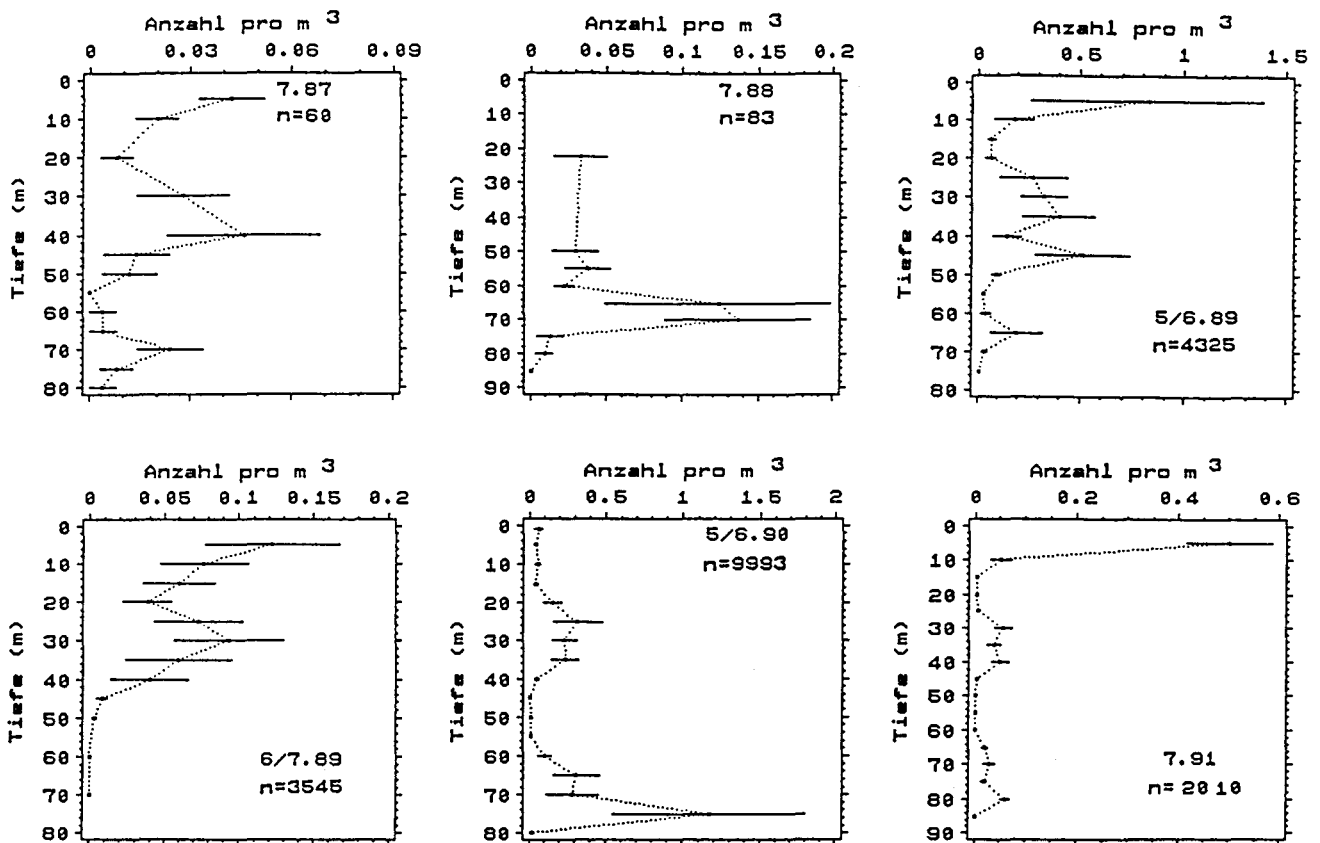


Abb. 33 Vertikalverteilung von Sprottlarven: mittlere Abundanzen (n/m^3) und Standardfehler in unterschiedlichen Tiefenstufen zu verschiedenen Probennahmeterminen, n = Anzahl an Larven (Daten: Grønkjaer unveröfftl., Zuzarte unveröfftl.).

Ein Vergleich der relativen Längenhäufigkeiten der Sprottlarven aus unterschiedlichen Tiefenbereichen Ende Mai/Anfang Juni 1989 und 1990 (Zuzarte unveröfftl.) zeigte, daß in tieferen Wasserschichten der Anteil an Larven < 6 mm Länge höher ist als in der oberen Wassersäule (Abb. 34). Weiterhin wird deutlich, daß die hohe Abundanz an Sprottlarven im Mai/Juni 1990 nahezu ausschließlich aus sehr kleinen, z.T. frisch geschlüpften Larven besteht. Für Dorschlarven erbrachte eine entsprechende Analyse für den Juli 1991 (Grønkjaer in Vorb.) ebenfalls höhere Abundanzen von kleineren Larven unterhalb von 50 m Tiefe, wobei frisch geschlüpfte Larven, entsprechend der Vertikalverteilung der Eier, nahezu ausschließlich auf diesen Tiefenbereich beschränkt waren (Abb. 35).

In der Regel wurden auf den Dauerstationen vertikalauflösende Fänge gleichmäßig über den gesamten Tag verteilt. Die Häufigkeiten an Sprottlarven in unterschiedlichen Tiefenstufen während des Tages und der Nacht sind für Mai/Juni 1990 und Juli 1991 (Zuzarte unveröfftl., Grønkjaer unveröfftl.) in Abb. 36 dargestellt. Eine ausgeprägte Vertikalwanderung der Sprottlarven in der gesamten Wassersäule trat zu beiden Terminen nicht auf. Lediglich in den oberen 40 m deutete sich eine nächtliche Vertikalwanderung in flachere Tiefenstufen an.

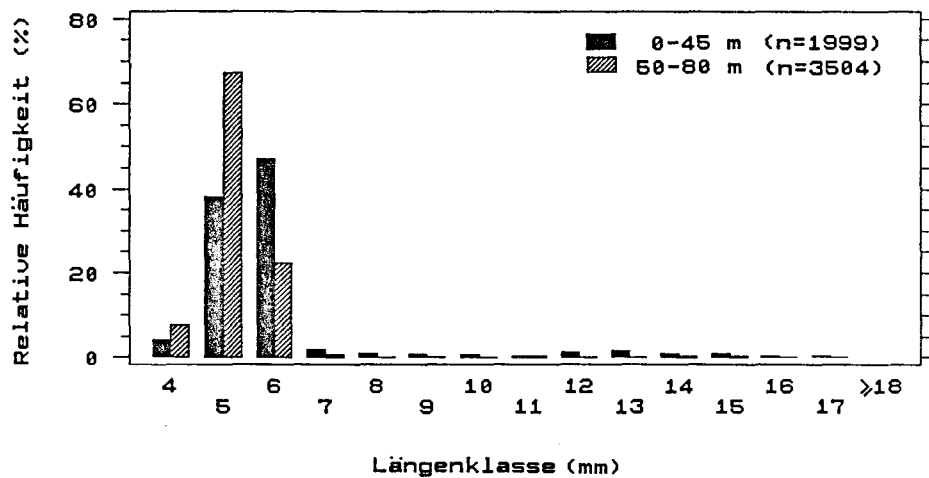
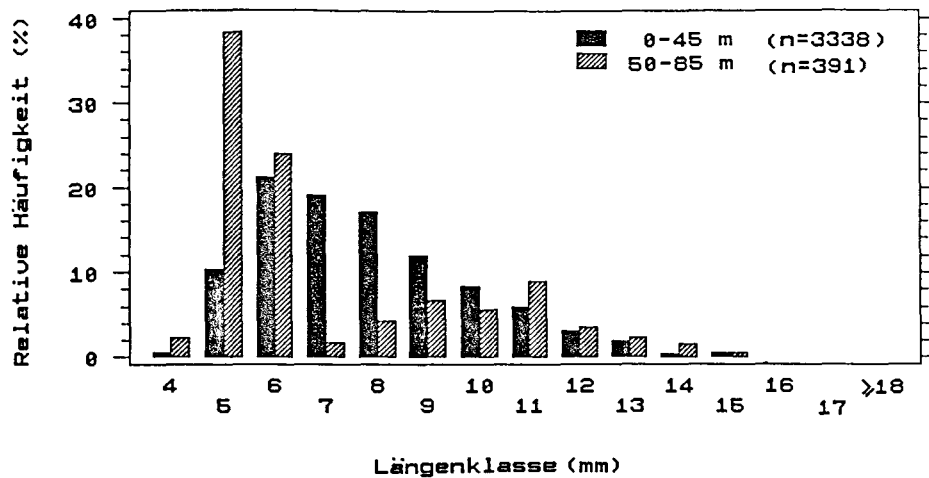


Abb. 34 Relative Längenhäufigkeiten von Sprottlarven in Wassertiefen ≤ 45 und ≥ 50 m im Mai/Juni 1989 und 1990, n = Anzahl gemessener Larven (Daten: Zuzarte unveröffl.).

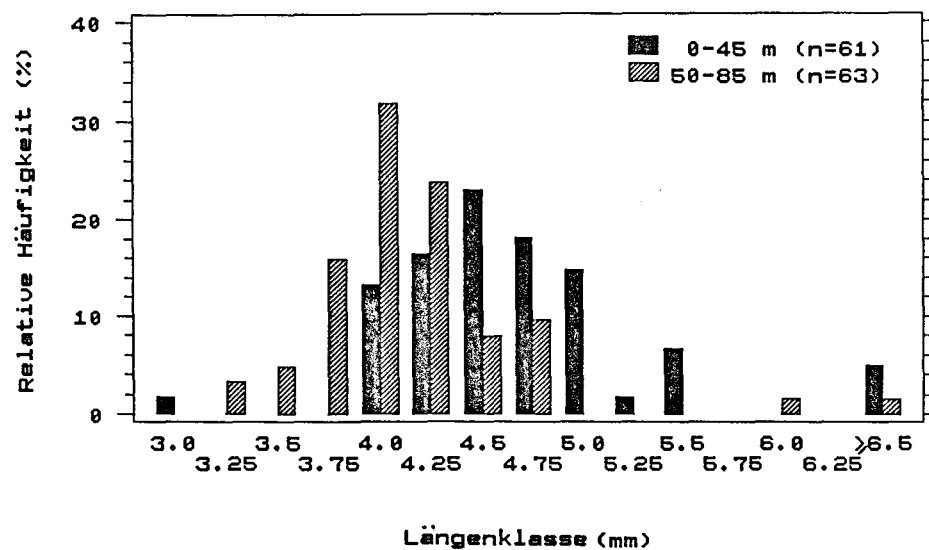


Abb. 35 Relative Längenhäufigkeiten von Dorschlarven in Wassertiefen ≤ 45 und ≥ 50 m im Juli 1991, n = Anzahl gemessener Larven (Daten: Grønkjær in Vorb.).

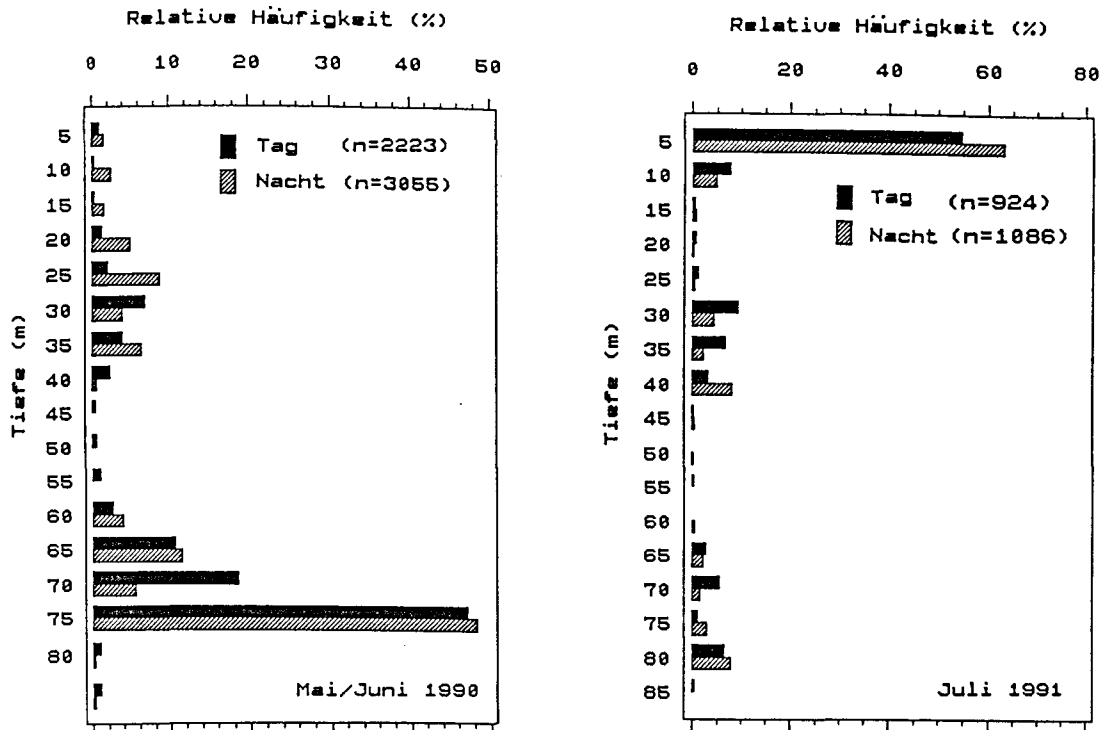


Abb. 36 Vertikalwanderung von Sprottlärven: relative Häufigkeiten in unterschiedlichen Tiefenstufen während des Tages und der Nacht im Mai/Juni 1990 und Juli 1991, n = Anzahl Larven (Daten: Grønkjær unveröf. l., Zuzarte unveröf. l.).

Dorschlarven zeigten im Juli 1991 ebenfalls keine ausgeprägte Vertikalwanderung (Abb. 37). Wie beim Sprott deutet sich nur im oberen Bereich der Wassersäule eine begrenzte Vertikalwanderung in geringere Wassertiefen im Verlauf der Nacht an.

Auf die Horizontalverteilungen der Fischeier wird im Kapitel 5.2.3.2 in Zusammenhang mit der Lage und Ausdehnung der Fischereigebiete detailliert eingegangen, da sich Abweichungen im generellen Angebot und der Zusammensetzung der Nahrung an Fischeiern z.T. aus der Lage der Probennahmegebiete erklären lassen.

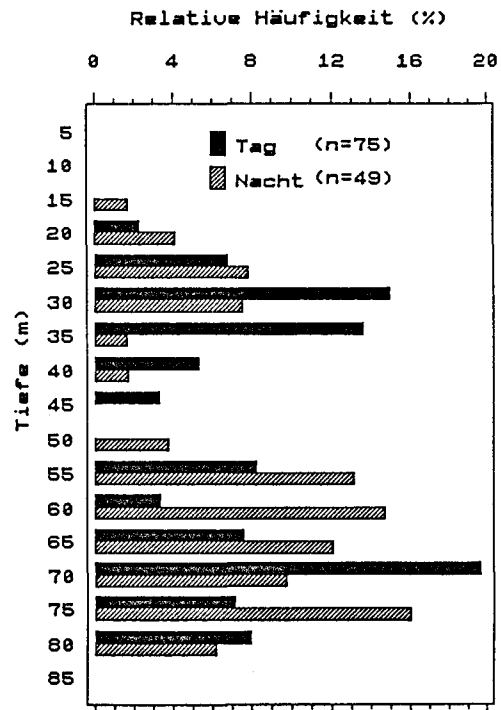


Abb. 37 Vertikalwanderung von Dorschlarven: relative Häufigkeiten in unterschiedlichen Tiefenstufen während des Tages und der Nacht im Juli 1991, n = Anzahl Larven (Daten: Grønkjær unveröf. l.).

Die Horizontalverteilungen der Dorsch- und Sprottlärven, wie sie von Zuzarte (unveröf. l.) für die Jahre 1987-1989 bestimmt wurden, sind den Abb. 38 und 39 zu entnehmen.

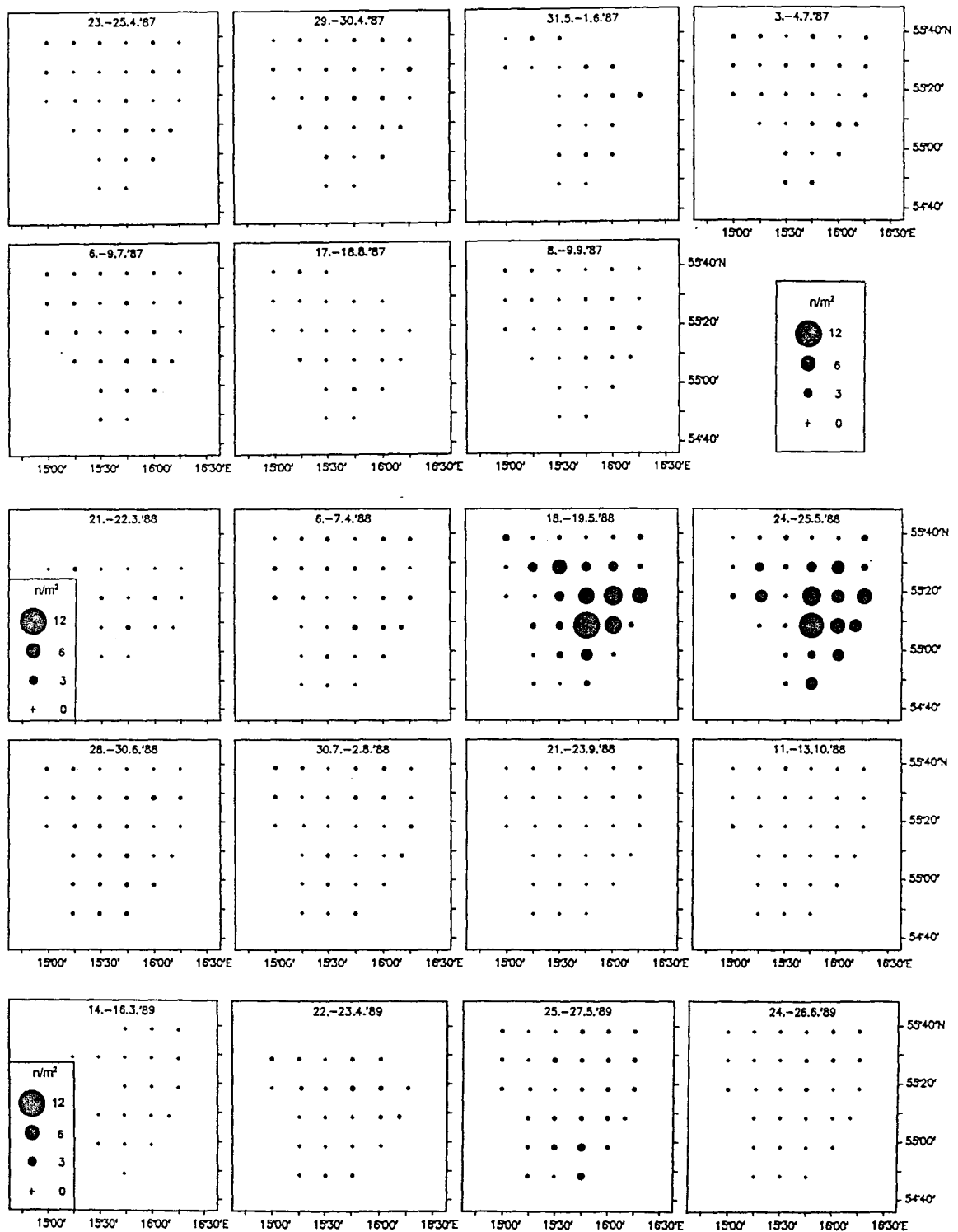


Abb. 38 Horizontalverteilung von Dorschlarven: Abundanz an Dorschlarven (n/m^2) auf den beprobten Planktonstationen in den Jahren 1987-89 (Daten: Zuzarte unveröfftl.).

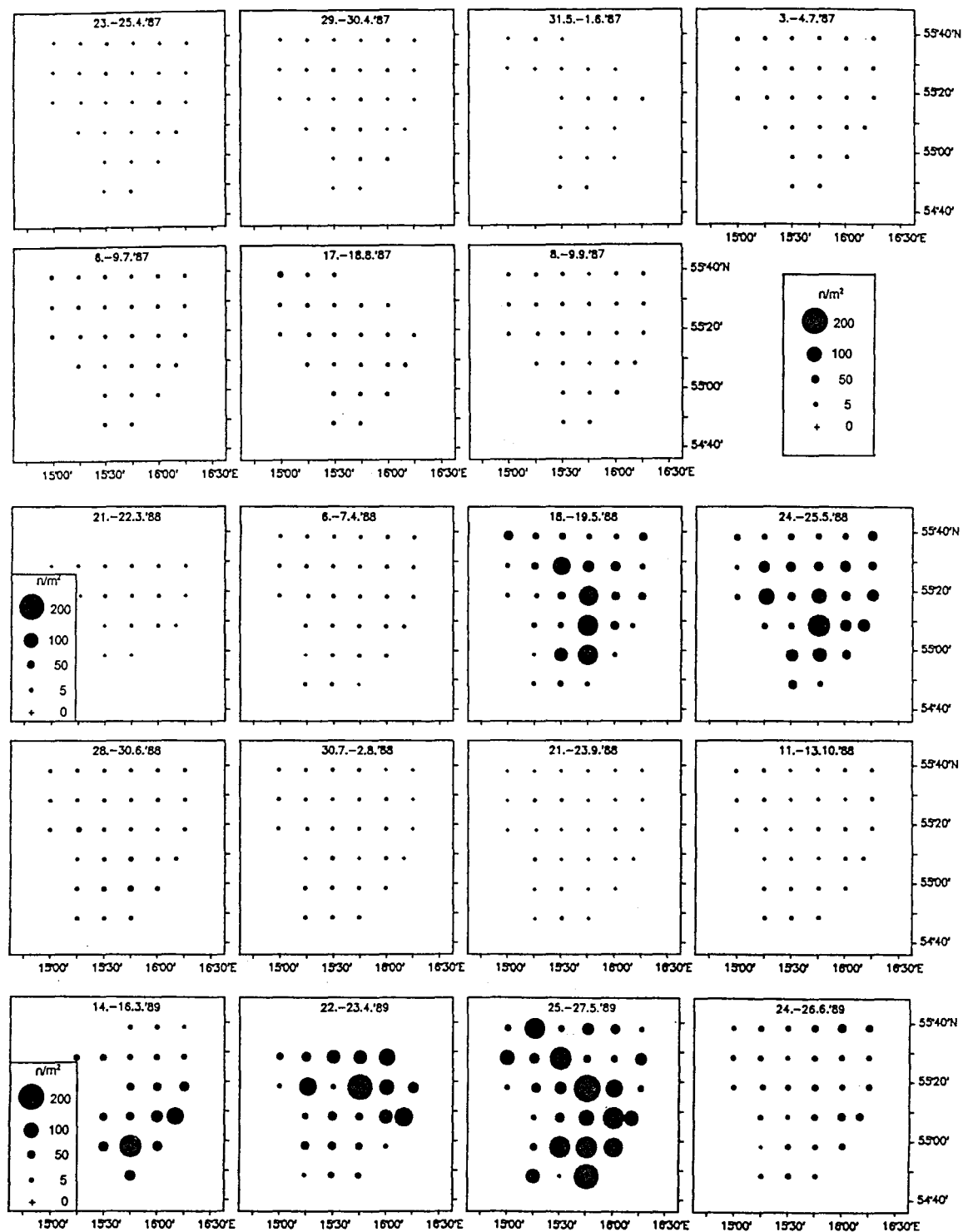


Abb. 39 Horizontalverteilung von Sprottlarven: Abundanz an Sprottlarven (n/m^2) auf den beprobten Planktonstationen in den Jahren 1987-89 (Daten: Zuzarte unveröffl.).

Während im April bis September 1987 zu keiner Zeit und auf keiner Planktonstation mehr als 1.5 Dorschlarven pro m^2 auftraten, wurden im Verlauf zweier Plankton-Aufnahmen im Mai 1988 deutlich höhere Abundanzen (11.2 Dorschlarven pro m^2) im zentralen Bornholm Becken festgestellt. Ende Juni/Anfang Juli 1988 lagen die Abundanzen auf allen Stationen wieder unter 2 Larven pro m^2 , wobei die Verteilung im Becken gleichmäßig war. Im Jahr 1989 konnten maximale Abundanzen an Dorschlarven erneut im Mai festgestellt werden (Abb. 38). Allerdings waren die maximalen Werte mit 3.2 Larven pro m^2 deutlich geringer als 1988. Generell zeigte sich bei hohen Abundanzen eine Tendenz zu höheren Konzentrationen an Dorschlarven im östlichen Bereich des Bornholm Beckens.

Die Horizontalverteilungen der Sprottlarven im Jahr 1987 waren geprägt von sehr geringen Abundanzen in allen Aufnahmen und auf nahezu allen Stationen (Abb. 39). Maximale Konzentrationen von 25 Sprottlarven pro m^2 traten im August 1987 am nordwestlichen Rand des Beckens auf. Im Jahr 1988 konnten höhere Abundanzen von maximal 163 Larven pro m^2 im Mai festgestellt werden, wobei die Horizontalverteilung der Dorschlarven im gleichen Monat sehr ähnlich war. Ende Juni/Anfang Juli waren die Abundanzen bei relativ homogener Verteilung sehr viel niedriger. Im Gegensatz zu beiden vorhergehenden Jahren traten 1989 bereits im März relativ hohe Abundanzen von maximal 17 Sprottlarven pro m^2 im südöstlichen Teil des Bornholm Beckens auf. Im Mai wurden in weiten Bereichen des zentralen und südöstlichen Beckens sehr hohe Konzentrationen von bis zu 213 Larven pro m^2 ermittelt, während im Juni bereits wieder geringe Abundanzen und eine homogene Verteilung angetroffen wurden.

Zur Horizontalverteilung der Flunderlarven im Jahr 1987 läßt sich feststellen, daß bei insgesamt relativ geringen Abundanzen (Zuzarte unveröfftl.) maximale Konzentrationen Ende Mai/Anfang Juni (5.6 Larven pro m^2) im östlichen Randbereich des Beckens gefunden wurden. Ab Juli waren praktisch keine Flunderlarven mehr im Plankton vertreten. Im Jahr 1988 traten höchste Abundanzen mit maximalen Werten von 39 Larven pro m^2 im Mai auf, während im März und April des Jahres die Abundanzen in der Größenordnung vom April des Vorjahres lagen. Die Horizontalverteilungen in beiden Jahren entsprachen denjenigen von Dorsch und Sprott. Im Jahr 1989 konnten höhere Anzahlen an Larven bereits im April festgestellt werden. Maximale Konzentrationen von 26 Larven pro m^2 traten bei einer insgesamt ziemlich gleichmäßigen Verteilung im zentralen Becken auf. Im Mai lagen die Abundanzen deutlich unter denen des Vormonates, wobei höchste Konzentrationen im Süden des Stationsnetzes auftraten.

Die Abundanzen an Larven anderer Fischarten waren in den Jahren 1987-1989 zu allen Probennahmeterminen auf allen Stationen gering (< 10 Larven pro m^2).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß bei relativ geringen Abundanzen von Dorsch-, Sprott- und Flunderlarven die Horizontalverteilungen im Bornholm Becken gleichmäßig waren. Bei höheren Abundanzen traten die höchsten Konzentrationen meist im zentralen Becken auf, wobei generell eine Tendenz zu höheren Abundanzen in den östlichen Randbereichen festgestellt wurde.

5.2.1.3 0-Gruppen Individuen

Das Auftreten von 0-Gruppen Individuen in den Plankton-Aufnahmen und Fischereifängen sowie die mittels MSVPA abgeschätzten Abundanzen an 0-Gruppen Dorschen und Sprotten in der zentralen Ostsee sind die einzigen nutzbaren Informationsquellen zur Beschreibung des Nahrungsangebotes an 0-Gruppen Individuen.

Während der 1987-1989 durchgeführten Horizontal-Aufnahmen des Planktons mit einem Bongo-Netz wurde lediglich im September 1988 ein 0-Gruppen Dorsch gefangen. Vertikal integrierende Aufnahmen mit einem Isaacs Kidd Midwater Trawl und einem Ringtrawl erbrachten auf 20 bzw. 88 Stationen im zentralen und erweiterten Bornholm Becken im August 1991 (eigene Untersuchung) und August 1993 (Bagge pers. Mitt.) ebenfalls keine 0-Gruppen Dorsche. Gleichfalls erfolglos waren pelagische Schleppnetzeinsätze auf 28 Stationen im August 1988 und 1991. Im September 1988 wurden mit einem kleinen Schwimmschleppnetz in 8 Hols am westlichen Rand des Bornholm Beckens geringe Anzahlen von Jungdorschen erbeutet (0.2 pro 30 min. Schleppzeit). Einen Monat später konnten in 22 Fängen auf 2 Stationen im zentralen Bornholm Becken mit dem Standard-Schwimmschleppnetz ebenfalls geringe Anzahlen gefangen werden (0.7 pro 30 min. Schleppzeit). Die Längen der Jungfische betrugen im September 3-6 und im Oktober 3-8 cm. Im Gegensatz zu den pelagischen Trawlfängen wurden in 26 Grundsleppnetzholts auf 8 verschiedenen Stationen im September/Oktober 1987 und 1988 keine 0-Gruppen Dorsche gefangen. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß 0-Gruppen Dorsche unabhängig vom Fangerät erst ab September im Bornholm Becken angetroffen wurden.

Die Beobachtungen zur Vertikaleinordnung von 0-Gruppen Dorschen beschränken sich auf die Schleppnetzfüge im Oktober 1988. Die Fanganzahlen pro 30 min. Schleppzeit für die Tiefenhorizonte 0-45 m und 45-90 m mit pelagischen Schleppnetzen und 60-90 m mit einem Grundsleppnetz sind in Tab. 3 dargestellt. Deutlich wird, daß 0 Gruppen Dorsche lediglich während der Dämmerung und der Nacht im oberen Bereich der Wassersäule gefangen wurden.

0-Gruppen Sprotten traten in den Fängen mit dem Isaacs Kidd Midwater Trawl im August 1991 in geringen Anzahlen und in pelagischen Schleppnetzfügen ab August häufiger auf. So wurden im August 1988 bei nächtlichen Probennahmen in der oberen Wassersäule dicht unter der Küste von Bornholm größere Anzahlen 3-7 cm langer Sprotten erbeutet.

Ergebnis der für die zentrale Ostsee durchgeführten MSVPA sind die in Tab. 44 aufgeführten Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen und Sprotten zu Beginn des 3. Quartals 1987-1991 (0.07-0.30 bzw. 9-90 * 10⁹ Individuen).

Tab. 44 0-Gruppen Individuen von Dorsch und Sprott in der zentralen Ostsee: Bestandsanzahlen ($n \cdot 10^{-9}$) zu Beginn des 3. Quartals, ermittelt aus der MSVPA.

Jahr	Dorsch ($n \cdot 10^{-9}$)	Sprott ($n \cdot 10^{-9}$)
1987	0.30	8.69
1988	0.25	76.07
1989	0.10	70.82
1990	0.07	90.45
1991	0.12	47.36

5.2.2 Vertikaleinordnung von Hering und Sprott

Zur Beschreibung der Vertikaleinordnung von Hering und Sprott im Laufe der täglichen Freßperiode während des Tages (siehe 5.3.1) sind in Abb. 40 die mittleren Fangtiefen der gezielt auf Fischkonzentrationen durchgeführten Hols mit dem Standard-Schwimmschleppnetz (siehe 4.1.1) von April bis August dargestellt.

Die Verteilungen der monatlich zusammengefaßten Fangtiefen wichen nicht signifikant von Normalverteilungen ab (Kolmogoroff-Smirnoff Test, $p > 0.05$) und waren auch homogen in ihrer Varianz (Bartlett-Test, $p > 0.05$). Eine Varianzanalyse der Tiefenverteilung der Fänge aus den Jahren 1988-1993 sicherte die monatlichen Unterschiede in der mittleren Fangtiefe auf dem 5 % Niveau als signifikant ab. Der Einsatz des pelagischen Standard-Trawls erfolgte in den Monaten April bis Anfang Juni in mittleren Tiefen um 70 m. Im Juli lag die mittlere Fangtiefe bei 65 m und im August flacher als 60 m.

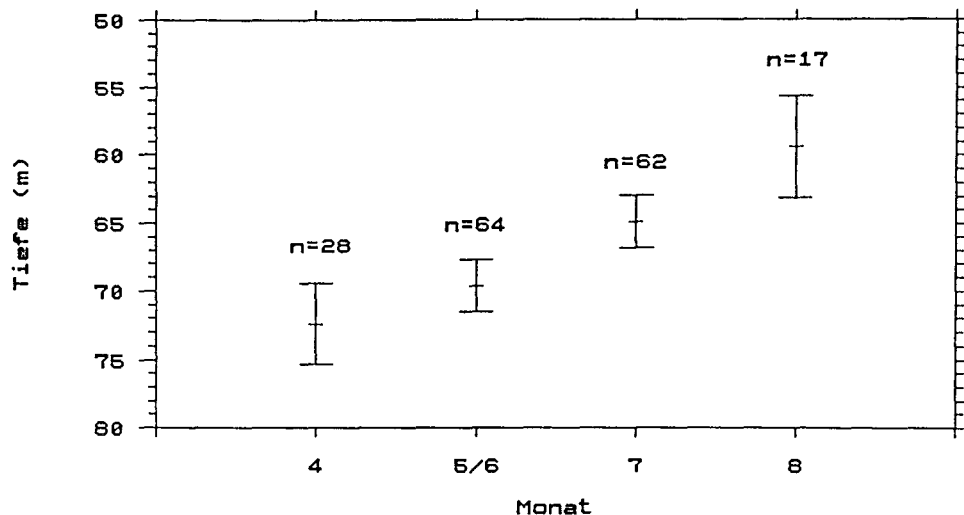


Abb. 40 Arithmetisches Mittel und 95% Vertrauensbereich der mittleren Fangtiefen von Fischereifängen (Standard-Schwimmschleppnetz) in unterschiedlichen Monaten der Jahre 1988-93, n = Anzahl der Schleppnetzeinsätze.

Zur Kontrolle, ob in den durchgeführten Fängen jeweils beide Fischarten vertreten waren, sind für die Probennahmen im April bis Juni und Juli/August in Abb. 41 und 42 die ln-transformierten Einheitsfänge (Anzahlen pro 30 min. Schleppzeit) pro 5 m Tiefenstufe dargestellt. Die Transformation erfolgte, da lediglich die logarithmierten Daten keine signifikante Abweichung von der Normalverteilung aufwiesen (siehe Kapitel 5.5.5).

Während für den Hering im Frühjahr und Frühsommer in den unterschiedlichen befischten Tiefenstufen mit einer Varianzanalyse kein signifikanter Unterschied im Einheitsfang festgestellt werden konnte, wurden für den Sprott signifikant höhere Einheitsfänge mit zunehmender Fangtiefe erzielt (Abb. 41).

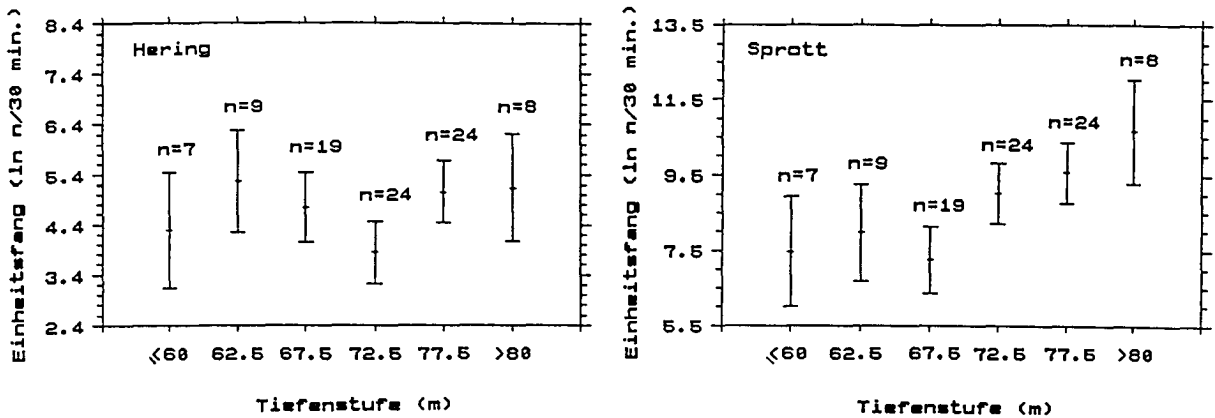


Abb. 41 Einheitsfänge von Hering und Sprott: mittlere logarithmierte Fanganzahlen pro 30 min. Schleppzeit sowie 95% Vertrauensbereich in Abhängigkeit von der Fangtiefe im April-Juni 1988-93, n = Anzahl der Schleppnetzeinsätze.

In den Sommermonaten waren die Einheitsfänge an Heringen in den Tiefenstufen > 55 m sehr gleichmäßig. Lediglich die im Frühjahr nicht befischte Tiefenstufe ≤ 55 m wies signifikant geringere Einheitsfänge auf (Abb. 42). Offensichtlich verteilen sich Heringe im Frühjahr und Sommer gleichmäßig im Boden- und Zwischwasser unterhalb von 55 m Wassertiefe, sofern ausreichende Sauerstoffkonzentrationen vorhanden sind. Im Gegensatz zum Frühjahr ergaben sich für den Sprott im Sommer keine signifikanten Unterschiede in den Einheitsfängen aus unterschiedlichen Tiefenstufen. Auch in Wassertiefen oberhalb von 55 m waren Sprotten also anzutreffen.

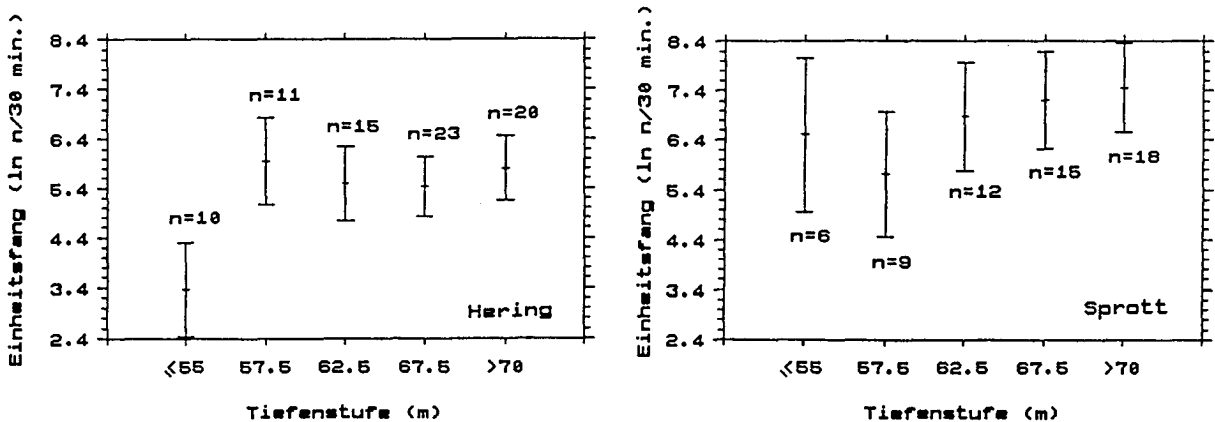


Abb. 42 Einheitsfänge von Hering und Sprott: mittlere logarithmierte Fanganzahlen pro 30 min. Schleppzeit sowie 95% Vertrauensbereich in Abhängigkeit von der Fangtiefe im Juli-August 1988-92, n = Anzahl der Schleppnetzeinsätze.

5.2.3 Nahrungsselektion aus dem Beuteangebot

Eine vergleichende Analyse von Mageninhalten und saisonalen Trends im Nahrungsangebot in Relation zur vertikalen Einordnung von Räuber und Beute soll zeigen inwieweit bevorzugte Nahrungsorganismen aktiv selektiert werden und ob bei bestimmten Konzentrationen an Zoo- und Ichthyoplankton ein sogenanntes "Switching", d.h. eine Vernachlässigung anderer Beute zugunsten von Fischeiern und -larven stattfindet.

5.2.3.1 Mesozooplankton

Ausgehend von den gezeigten erheblichen saisonalen und jährlichen Variationen in der Abundanz an Mesozooplanktern (siehe Kapitel 5.2.1) wurden als Vergleichsinformationen für die Nahrungszusammensetzungen nur Mesozooplankton-Werte aus den jeweiligen Jahren und Monaten der Magenprobennahme herangezogen (Abb. 43). Da Heringe und Sprotten sich während ihrer täglichen Freßperiode im unteren Bereich der Wassersäule aufhalten (siehe Kapitel 5.2.2), erfolgte der Vergleich von Nahrungsangeboten und Mageninhalten auf Basis der Abundanzen im Tiefenbereich von 55-85 m (unveröffentl. Daten des Baltic Monitoring Programms).

Betrachtet man die Gesamt-Abundanzen an potentiellen Nahrungsorganismen und die mittleren Gesamt-Mageninhalte in Gewichtseinheiten, so ist in der Regel eine gute Übereinstimmung der saisonalen Trends mit einem Anstieg von März bis Juli/August festzustellen. Ausnahmen wurden für den Hering im Mai 1988 mit einem sehr hohen mittleren Mageninhalt und im August 1988 mit einem geringen Mageninhalt beobachtet. Hierbei ist allerdings zu berücksichtigen, daß die Magenproben im Mai 1988 lediglich auf einer Dauerstation gewonnen wurden und auch im August 1988 die Gebietsabdeckung nicht zufriedenstellend war (siehe Kapitel 5.2.3.2).

Für den Sprott fällt auf, daß die Mageninhalte im Mai/Juni 1990 und zu allen Probennahmeterminen 1991 deutlich höher waren als in den vergleichbaren Monaten im Jahr 1988. Dieser Unterschied läßt sich nicht aus entsprechenden Unterschieden im Beuteangeboten an Mesozooplankton erklären.

Bei einem Vergleich mittlerer Anteile einzelner Nahrungskomponenten in-situ und im Magen erscheint die Aufnahme von Cladoceren in den Sommermonaten des Jahres 1988 beim Hering nur gering. Im Gegensatz dazu wurden im Mai und August 1991 von Heringen relativ hohe Anteile an Cladoceren aufgenommen, bei geringer Abundanz im Plankton. Im März 1988, dem Monat mit geringsten Abundanzen an Copepoden und anderen Mesozooplanktern im Nahrungsangebot wurden von den Heringen überwiegend Mysidaceen gefressen. Nennenswerte Abundanzen an Jugendstadien von Polychaeten traten im Angebot lediglich im Mai 1991 und im Juli 1987 auf. Nur im Juli 1987 waren auch entsprechende Anteile in den Mägen vertreten.

Von Sprotten wurden in den Monaten Mai bis August regelmäßig große Mengen an Cladoceren gefressen, unabhängig von dem unterschiedlichen Angebot an Cladoceren in den Jahren 1988 und 1991. Im August stellten sie in beiden Jahren jeweils die Hauptnahrungskomponente dar. Andere Organismen des Zooplanktons traten nur in

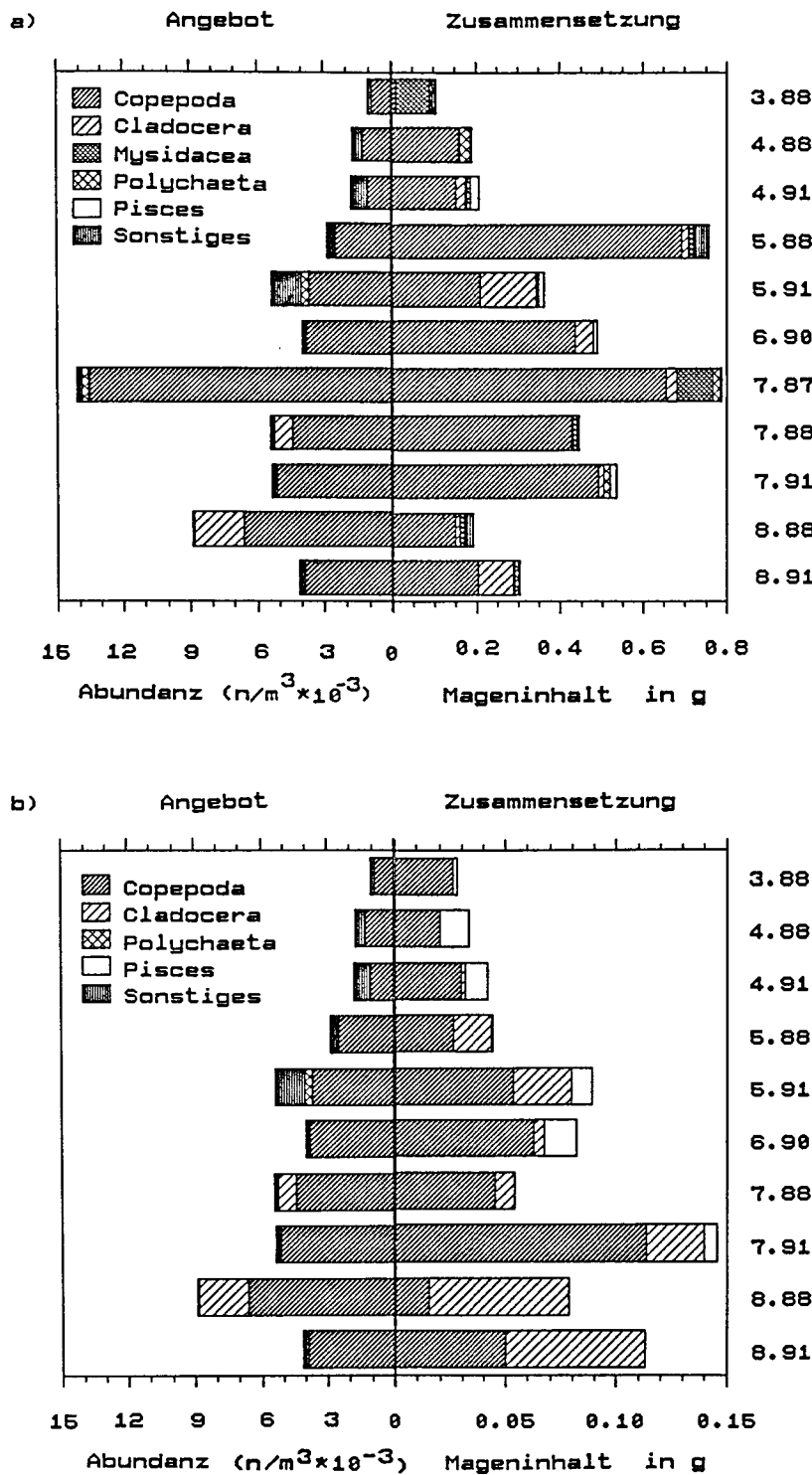


Abb. 43 Nahrungsangebot und Nahrungszusammensetzung: mittlere Abundanz an Mesozooplankton ($n/m^3 \cdot 10^{-3}$) in 55-85 m Wassertiefe im Vergleich zum mittleren Gewicht taxonomischer Großgruppen in den Mägen von Hering (a) und Sprott (b) zu verschiedenen Probennahmonaten 1987-1991.

sehr geringen Gewichtsanteilen in Sprottmägen auf und fanden demzufolge auch in Abb. 43 keine Berücksichtigung.

Auf Basis der vorgestellten Vergleichsinformationen sind in Tab. 45 für die taxonomischen Großgruppen Copepoden und Cladoceren die Selektions-Indices nach Shorigin aufgeführt.

Tab. 45 Selektion von Copepoden und Cladoceren aus dem Nahrungsangebot des Mesozooplanktons durch Hering und Sprott (Selektions-Index nach Shorigin) (weder im Mageninhalt noch im Angebot vertreten: - , im Mageninhalt aber nicht im Angebot vertreten: +)

Monat/Jahr	Hering		Sprott	
	Copepoda	Cladocera	Copepoda	Cladocera
März 1988	0.09	-	1.11	-
April 1988	1.14	-	0.84	0.23
April 1991	1.24	+	1.21	+
Mai 1988	1.04	0.91	0.68	18.43
Mai 1991	0.85	+	0.88	+
Juni 1990	0.93	51.97	0.80	34.89
Juli 1987	0.87	8.98		
Juli 1988	1.16	0.01	1.02	1.03
Juli 1991	0.96	1.50	0.82	11.93
August 1988	1.06	0.16	0.26	3.27
August 1991	0.71	12.59	0.47	25.26

Für die Aufnahme von Copepoden durch Heringe lagen die Selektions-Indices bei 0.8-1.2. Ausnahmen bildeten die Monate März 1988 und August 1991. Die Anteile an Copepoden in Gewichtseinheiten in der Nahrung entsprachen somit etwa den numerischen Anteilen im Nahrungsangebot. Im März 1988 wurden von Heringen hauptsächlich Mysidaceen gefressen, wodurch der Selektions-Index für Copepoden auf 0.1 abfiel. Im August 1991 war der Anteil an Cladoceren in der Nahrung besonders hoch, was in einem hohen Selektionswert von 1.3 für Cladoceren und in einer Negativ-Selektion von Copepoden (Index von 0.7) resultierte. Für Cladoceren traten hohe Selektionswerte außerdem im Juli 1987 und vor allem Mai/Juni 1990 auf (9 bzw. 52). Für die ebenfalls deutliche Zehrung an Cladoceren im April und Mai 1991 konnten keine Selektions-Indices berechnet werden, da die Gruppe in den Angebotsdaten dieser Monate nicht vertreten waren. Extrem geringe Selektions-Indices von 0.01 und 0.2 wurden für Cladoceren im Juli und August 1988 bestimmt.

Beim Sprott ergaben sich für Cladoceren meist ebenfalls sehr hohe Selektions-Indices von 12-35. Die Werte für Copepoden lagen dabei in den Monaten Mai bis August sehr niedrig (0.3-0.8) und wiesen auf eine Negativ-Selektion dieser Beute in den Sommermonaten hin. Eine Ausnahme war der Juli 1988 mit einer neutralen Selektion von Copepoden und Cladoceren. Auch in den ersten Monaten des Untersuchungszeitraumes zeigten die Indices für Copepoden eine neutrale Selektion an (0.8-1.2).

Die Vertikaleinordnung und Nahrungspräferenz der Sprotte läßt sich zusammenfassend folgendermaßen beschreiben:

In der Hauptlaichzeit von April bis Juni konzentrieren sich Sprotten in den tieferen Wasserschichten des Bornholm Beckens und fressen dort die in relativ hohen Abundanzen vorkommenden adulten *Pseudocalanus elongatus* und Fischeier. Zwar werden Cladoceren gegenüber Copepoden schon im Mai/Juni positiv selektiert, aber die geringen Abundanzen an Cladoceren unterhalb der Halokline schränken die Bedeutung von Cladoceren als Nahrungsobjekt ein. Mit Ende des Laichgeschäftes wandern Sprotten in flachere Seegebiete außerhalb des Bornholm Beckens (vergleiche Einheitsfänge in Abb. 41 und 42 und siehe Kapitel 5.5.5). Der im Bornholm Becken verbleibende Anteil der Population ordnet sich tagsüber in der Wassersäule flacher ein, wo hohe Abundanzen an Cladoceren als Nahrung zur Verfügung stehen und auch positiv selektiert werden. Neben den Copepoden verlieren vor allem Fischeier als Nahrung in den Sommermonaten an Bedeutung (siehe Kapitel 5.1.2).

Eine ähnlich ausgeprägte Änderung in der Vertikalverteilung ließ sich für den Hering nicht feststellen, was auch die im Vergleich zum Sprott weit weniger ausgeprägte saisonale Änderung in der Zusammensetzung der Nahrung erklärt. Zwar wurden, mit Ausnahme des Jahres 1988, Cladoceren von Mai bis August gegenüber Copepoden positiv selektiert, aber ihre Bedeutung als Nahrungsobjekt ist aufgrund des geringen Angebotes in der unteren Wassersäule nur zweitrangig. So zeigte sich, wie beim Sprott, zwar eine abnehmende Tendenz an Fischeiern in den Mägen von Juli bis August, aber keine entsprechende Zunahme des Mageninhaltes an Cladoceren.

5.2.3.2 Ichthyoplankton

Im folgenden Kapitel wird zunächst eine grob quantitative Einstufung der Abundanzen an Fischeiern im Nahrungsangebot den entsprechend eingestuften mittleren Mageninhalten gegenübergestellt. Dies ermöglicht eine Einschätzung ob Unterschiede im Gesamt-Mageninhalt an Fischeiern zu verschiedenen Terminen auf generelle saisonale Variationen im Nahrungsangebot zurückzuführen sind. Zur Klärung größerer Abweichungen zwischen Angebot und Mageninhalt erfolgt anschließend ein Vergleich von Horizontalverteilungen der Fischeier einzelner Arten in Relation zur Lage und Ausdehnung der Fischereigebiete und eine vergleichende Beschreibung der jeweiligen Vertikaleinordnungen von Räuber und Beute. Weiterhin werden auf Basis der Horizontalverteilungen an Fischeiern und -larven in Kombination mit den Gebietsabdeckungen in der Probennahme die Termine zur Abschätzung der täglichen Konsumption an Ichthyoplankton ausgewählt. Abschließend werden Ergebnisse zur Nahrungsselektion von Eiern und einzelnen Eientwicklungsstadien sowie Larven aus direkten Vergleichen von Abundanzen im Nahrungsangebot und Mageninhalten dargestellt.

Die saisonalen Trends in den mittleren Gesamt-Anzahlen an Fischeiern in den Mägen von Hering und Sprott stimmten weitgehend mit den entsprechenden Trends im Nah-

rungsangebot des Planktons überein (Tab. 46). Ausnahmen bildeten die Mageninhalte von Heringen im Juli 1987, Mai/Juni 1990 und April 1991 mit deutlich geringeren Anzahlen pro Magen als aus den entsprechenden Vergleichen zu anderen Terminen zu erwarten. So waren im Juli 1987 die Mageninhalte (3 Eier pro Heringsmagen) verglichen mit den im Juli 1991 identifizierten Anzahlen (12 Eier pro Magen) bei vergleichbar hohen Abundanzen im Nahrungsangebot sehr gering. Im Mai/Juni 1990 war die Anzahl an Fischeiern in Heringsmägen deutlich niedriger als in Sprottmägen (12 bzw. 55 Eier pro Magen). Verglichen mit den entsprechenden Werten aus dem Mai 1991 (jeweils 31 Eier pro Magen) bei nur geringfügig höheren Abundanzen im Nahrungsangebot, können die Mageninhalte für den Hering als gering und für den Sprott als außergewöhnlich hoch eingestuft werden. Im April 1991 ist die mittlere Anzahl pro Heringsmagen (12 Eier) sowohl im Vergleich zum Angebot an Fischeiern als auch zu den Mageninhalten von Sprotten (29 Eier pro Magen) ebenfalls auffallend niedrig.

Tab. 46 Grob quantitative Einstufung der Abundanz an Fischeiern im Nahrungsangebot in Relation zum entsprechenden mittleren Mageninhalt von Hering und Sprott. Das maximale Angebot (siehe Tab. 42) entspricht in der Einstufung der maximal auftretenden Anzahl Eier pro Magen. Der Grad der Übereinstimmung zwischen Angebot und Mageninhalt ergibt sich als Differenz der Einstufungen (= identische Einstufung, - negative Abweichung, + positive Abweichung, die Anzahl Zeichen ist ein Maßstab für den Grad der Abweichungen).

Monat/Jahr	Nahrungs- angebot Fischeier	Mageninhalt Hering Sprott		Differenz Angebot - Mageninhalt		Skala für Nahrungsangebot und Mageninhalt	mittlere Anzahl/Magen	
März 1988	++++	+++	+++	-	-	o	kaum vorhanden	< 0.1
April 1988	++++++	(++)	++++++	()	=	+	äußerst gering	< 2
April 1991	++++++	++++	++++++	--	+	++	sehr gering	< 5
Mai 1988	++++++	(++)	(+++)	()	()	+++	gering	< 10
Mai 1991	++++++	++++++	++++++	+	+	++++	gering/mittel	< 15
Juni 1990	++++++	++++	++++++	--	+++	+++++	mittel	< 20
Juli 1987	++++	++		--		++++++	mittel/hoch	< 25
Juli 1988	+++	++	(++)	-	()	++++++	hoch	< 30
Juli 1991	++++	++++	++++	=	=	++++++	sehr hoch	< 40
August 1988	+	++	o	+	-	++++++	extrem hoch	≥ 40
August 1991	+	+	o	=	-			

() keine ausreichende Gebietsabdeckung bzw. mangelnder Fangerfolg

In der Abb. 44 sind die Abundanzen an Dorscheiern auf den einzelnen Ichthyoplankton-Stationen (Wieland in Vorb.) zusammen mit den abgedeckten Fischereigeieten für jeden Termin der Magenprobennahme dargestellt.

Im Juli 1987 war das Fischereigebiet im südlichen Bereich des Beckens räumlich sehr begrenzt und lag in einem Gebiet mittlerer Abundanzen an Dorscheiern. Dies bestätigte auch eine zweite Plankton-Aufnahme, die 1 Woche vor der dargestellten Aufnahme durchgeführt wurde. Eine mangelnde horizontale Überlappung von Probenahmegebiet und Dorscheiern kann daher als Grund für den festgestellten geringen Mageninhalt von Heringen an Dorscheiern und damit auch an Fischeiern insgesamt ausgeschlossen werden.

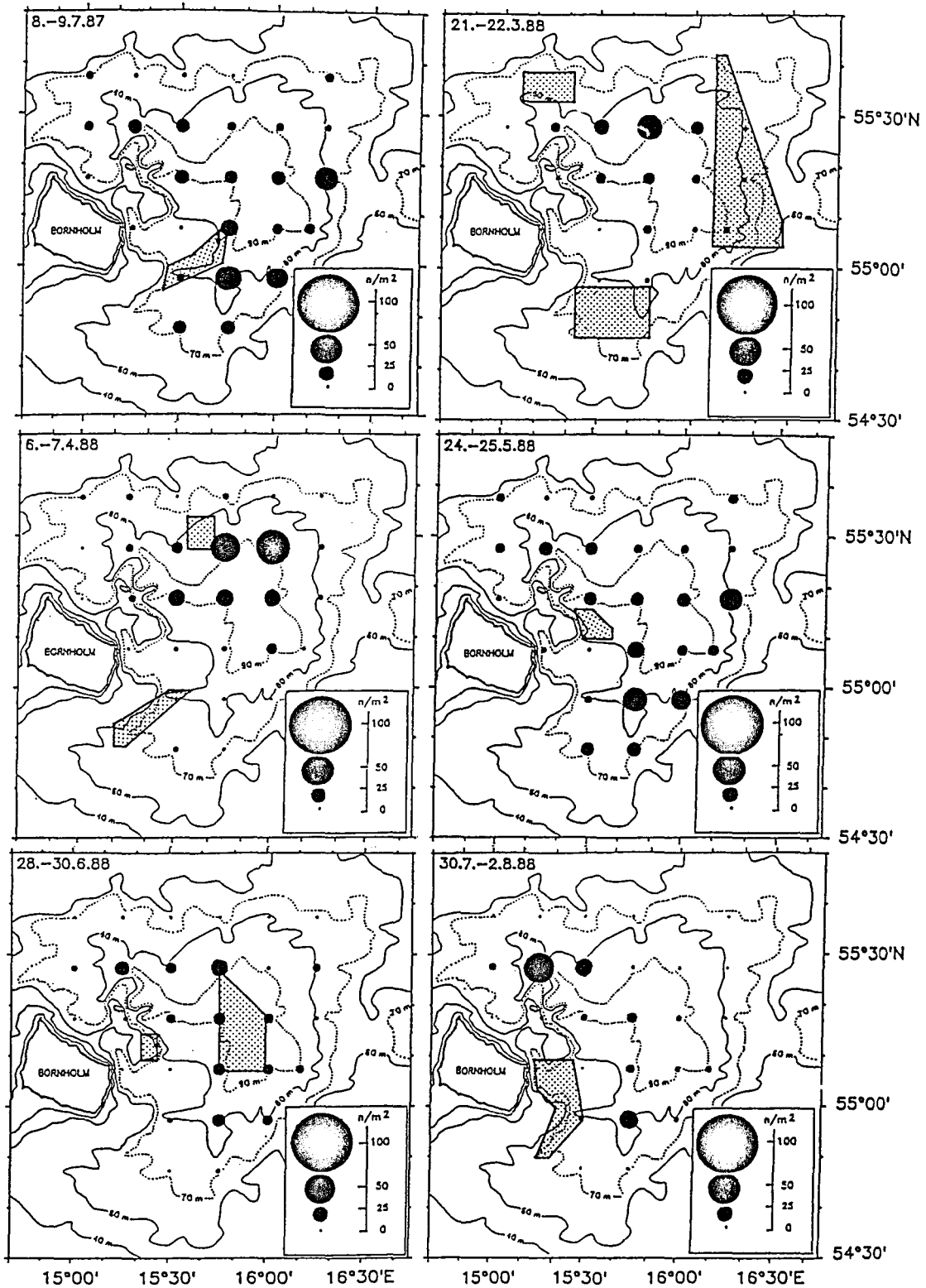


Abb. 44 Horizontalverteilung von Dorscheiern und Fischereiegebiete: Abundanz an Dorscheiern (n/m^2) auf den beprobten Planktonstationen sowie während der Magenprobennahmen abgedeckte Untersuchungsgebiete (schraffiert), 1987 und 1988.

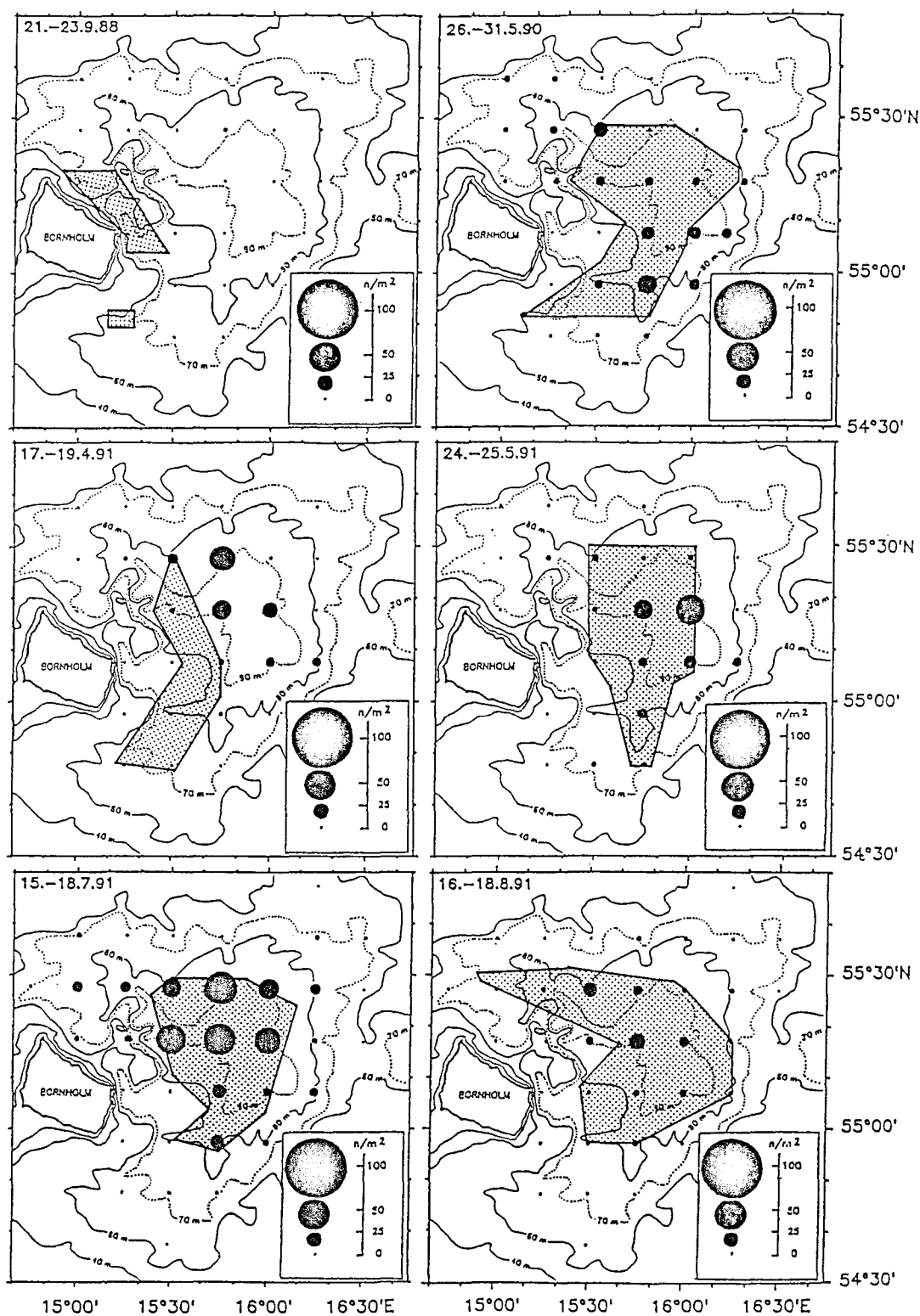


Abb. 44 Horizontalverteilung von Dorscheiern und Fischereigebiete: Abundanz an Dorscheiern (n/m²) auf den beprobten Planktonstationen sowie während der Magenprobennahmen abgedeckte Untersuchungsgebiete (schraffiert), Zeitraum 1990 und 1991.

Im März 1988 lagen die Fischereigebiete in den flacheren Bereichen des Beckens in Gebieten mit relativ geringen Abundanzen an Dorscheiern. Die Abundanzen an Sprotteiern waren im gesamten Becken, mit Ausnahme der beiden südlichsten Plankton-Stationen, die zum Bereich des südlichen Fischereigebietes gerechnet werden können, der Jahreszeit entsprechend sehr gering (Abb. 45). Flundereier traten im Gegensatz dazu im östlichen und südlichen Untersuchungsgebiet in mittleren bis hohen Abundanzen auf (Abb. 45). Entsprechend dem Nahrungsangebot waren Flundereier mit 41 und 76% die häufigsten Fischeier in den Mägen von Hering und Sprott, während Heringe außerdem einen Anteil von 30% Dorscheiern in den Mägen hatten. Im April 1988 wurde am südwestlichen Rand und im nördlichen Bereich des zentralen Beckens gefischt. Heringe wurden nur im südlichen Untersuchungsgebiet mit sehr geringen Abundanzen an Dorscheiern gefangen. Die Fischerei auf Sprott war in beiden Gebieten, also auch im Bereich mittlerer bis hoher Abundanz an Dorscheiern, erfolgreich (Abb. 44). Sprotteier traten im nördlichen Untersuchungsgebiet im Gegensatz zum Süden lediglich in geringen Abundanzen auf, während Flundereier im Norden hohe und im Süden mittlere Abundanzen aufwiesen (Abb. 45). In Anbetracht des Angebotes an Sprott- und Flundereiern erscheint die Anzahl an Eiern in Heringsmägen relativ gering, die prozentualen Anteile mit 2% Dorscheiern sowie 36 und 40% Sprott- und Flundereiern entsprechen jedoch dem Angebot. Die Zusammensetzung der Fischeifraktion in Sprottmägen mit 93% Dorscheiern läßt sich ohne gezielte Selektion von Dorscheiern im nördlichen Untersuchungsgebiet nicht erklären.

Im Mai 1988 wurde lediglich eine 24-Std. Fischerei am westlichen Rand des zentralen Beckens durchgeführt. Dort konnten nur geringe bis mittlere Abundanzen an Dorsch- und Flundereiern festgestellt werden. Entsprechend gering waren die Anzahlen an Eiern beider Arten in den Mägen von Hering und Sprott.

Im Juli 1988 wurden im zentralen Becken in 16 Fischereihols lediglich Heringe, aber keine Sprotten gefangen. Am westlichen Randbereich des Beckens konnten auf zwei Stationen Sprotten erbeutet werden, die aber entsprechend der sehr geringen Abundanz an Dorscheiern im Nahrungsangebot lediglich Eier der eigenen Art gefressen hatten. Die Heringe im zentralen Becken wiesen entsprechend der geringen bis mittleren Dorscheiabundanzen ebenfalls geringe Anzahlen an Dorscheiern im Magen auf.

Ende Juli/Anfang August 1988 wurden lediglich flachere Gebiete am westlichen Rand des Beckens erfolgreich beprobt, in denen Dorsch-, Sprott, und Seequappeneier in geringen bis sehr geringen Abundanzen vorkamen (Abb. 44 und 45). Entsprechend gering waren die mittleren Anzahlen an Fischeiern des Dorsches und der Sprotte in den Mägen des Herings. Erstaunlich hoch ist die Anzahl an Seequappeneiern in Heringsmägen. In Sprottmägen konnten praktisch keine Fischeier nachgewiesen werden.

Ende Mai/Anfang Juni 1990 wurden wesentliche Bereiche des Bornholm Beckens mit niedrigen bis relativ hohen Abundanzen an Dorscheiern bei der Magenprobennahme abgedeckt. Heringe und Sprotten wurden auf allen Fischereistationen in ausreichendem Umfang gefangen. Eine Konzentration der Probennahme an Herings- bzw. Sprottmägen auf Gebiete mit extrem geringen bzw. hohen Abundanzen an Sprotteiern kann somit als Grund für die sehr unterschiedlichen Gesamt-Mageninhalte und Nahrungszusammensetzungen beider Räuberarten ausgeschlossen werden.

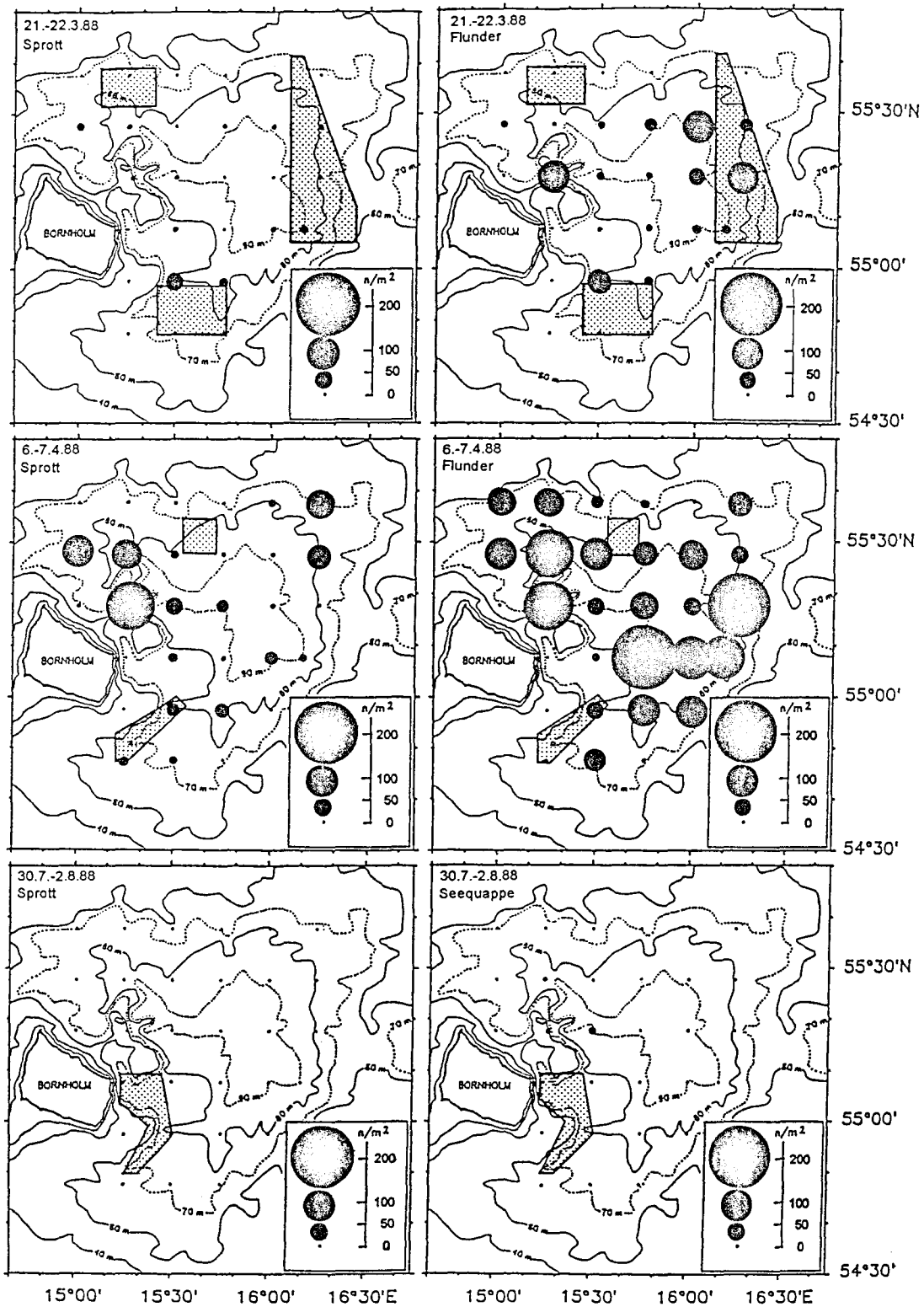


Abb. 45 Horizontalverteilung von Sprott-, Flunder-, und Seequappeneiern: Abundanz an Fischeiern (n/m^2) auf den beprobten Planktonstationen im März, April und August 1988 sowie während der Magenprobennahme abgedeckte Untersuchungsgebiete (schraffiert).

Im April 1991 wurde bedingt durch die hohen Sauerstoffkonzentrationen im Bodenwasser hauptsächlich mit einem Grundschleppnetz gefischt, wobei allerdings nur die westlichen Bereiche des zentralen Beckens abgedeckt werden konnten. Die Konzentrationen an Dorscheiern waren hier relativ gering, weshalb die mittleren Anzahlen an Eiern des Dorsches in den Mägen beider Räuber eher als Unterschätzungen des mittleren Mageninhaltes im gesamten Bornholm Becken gewertet werden dürften.

Nach einer Verschlechterung der Sauerstoffsituation im Bodenwasser erfolgte die Probennahme im Mai 1991 wieder mit einem Schwimmschleppnetz, wobei weite Bereiche des zentralen Beckens mit unterschiedlichen Abundanzen an Dorscheiern abgedeckt werden konnten. Gleiches läßt sich für den Juli 1991 feststellen, wobei zu bemerken ist, daß die 1. Plankton-Aufnahme eine Woche vor der in Abb. 44 dargestellten noch sehr viel höhere Dorscheiabundanzen im zentralen Becken erbrachte. Allerdings war die Verteilung innerhalb der 80 m Tiefenlinie ungleichmäßiger.

Die Abdeckung des Bornholm Beckens im August 1991 erfaßte ebenfalls den größten Teil des zentralen Bereiches und bildet, aufgrund der zufriedenstellenden Abdeckung des zentralen Bornholm Beckens, zusammen mit den Probennahmeterminen Juli 1988 (nur Heringe), Mai/Juni 1990, April, Mai und Juli 1991 die Basis zur Berechnung der von Hering und Sprott konsumierten Dorscheianzahlen.

Für die Abschätzung der von Hering und Sprott gefressenen Sprotteianzahlen kann aufgrund der nicht an das zentrale Becken mit Wassertiefen > 80 m gebundenen Verteilung der Sprotteier zusätzlich der März 1988 herangezogen werden. Bei der Abschätzung der Tageskonsumption an Sprotteiern ist allerdings zu berücksichtigen, daß sich das Laichgebiet bei fortschreitender Laichintensität über die 60 m Tiefenlinie hinaus ausdehnt und somit vom Untersuchungsgebiet nicht vollständig abgedeckt wird. Schon Anfang April 1988 zeigten sich sich höchste Abundanzen am Rand des damaligen Ichthyoplankton-Stationsnetzes (Abb. 45). Auch eine Erweiterung des Stationsnetzes von 30 auf 36 Stationen (Abb. 8) änderte diese unzureichende Abdeckung nicht. Natürlich ist die Verbreitung in den flacheren Gebieten der Subdiv. 25 abhängig von der Vertikaleinordnung der Sprotteier. Vor allem die im Juli 1991 festgestellte Vertikalverteilung (siehe Kapitel 5.2.1.2) mit hohen Abundanzen oberhalb von 50 m Wassertiefe läßt darauf schließen, daß im Jahr 1991 Sprotteier weit über die von der 60 m Tiefenlinie umschlossenen Bereiche des Bornholm Beckens verbreitet waren.

Die in Kapitel 5.2.1.2 dargestellten Horizontalverteilungen der Fischlarven in den Jahren 1987-1989 bedeutet für die Interpretation der Ergebnisse aus der Mageninhaltsanalyse in diesen Jahren, daß zu dem einzigen Zeitpunkt hoher Abundanzen an Dorsch-, Sprott- und Flunderlarven (Mai 1988) die Magenprobennahme in einem Gebiet mit geringen bis mittleren Konzentrationen an Larven durchgeführt wurde. Die Probennahme beschränkte sich dabei auf eine 24-Std. Fischerei in einem horizontal eng begrenzten Gebiet westlich der höchsten Konzentration an Larven. Die relativ gleichmäßige Verteilung der Fischlarven in den anderen Monaten impliziert, daß die Auswahl des Fischereigebietes keinen signifikanten Einfluß auf das Nahrungsangebot an Dorsch-, Sprott-, und Flunderlarven haben dürfte. Aus diesem Grunde wurden zur

Abschätzung der täglichen Konsumptionen an Dorsch- und Sprottlarven durch die Herings- und Sprottpopulationen die gleichen Probennahmeterminen herangezogen wie für Sprotteier, d.h. März 1988, Juli 1988, Mai/Juni 1990 und April bis August 1991.

Die unterschiedliche Vertikalverteilungen von Dorsch- und Sprotteiern mit hohen Konzentrationen an Eiern des Sprott in 45-60 und 30-40 m im Mai/Juni 1990 und im Juli 1991 im Vergleich zu hohen Dichten an Dorscheiern unterhalb 60 m erklären die Unterschiede in der Menge (Mai/Juni 1990) und Artzusammensetzung der Fischeier (beide Termine) in Herings- und Sprottmägen. Da Sprotten im Sommer zu einer flacheren Vertikaleinordnung tendieren (siehe Kapitel 5.2.2) und somit auch im Bereich von mittleren Dichten an Sprotteiern zu finden waren, hatten sie überwiegend Sprotteier (60 und 57% der bis zur Art identifizierten Eier) und weniger Dorscheier (7 und 35%) gefressen. Da Heringe sich überwiegend unterhalb von 55 m Wassertiefe aufhielten, also im Bereich höherer Konzentrationen an Dorscheiern, lagen die entsprechenden Anteile bei 51 und 17% Sprotteiern sowie 45 und 82% Dorscheiern.

In der Tab. 47 sind die für eine neutrale Selektion von Fischeiern (Shorigin Index) berechneten notwendigen Konzentrationen im Nahrungsangebot zu den unterschiedlichen Probennahmeterminen dargestellt.

Tab. 47 Für eine neutrale Selektion von Fischeiern durch Hering und Sprott notwendige Abundanzen an Eiern (n/m^3) im Nahrungsangebot zu jedem Probennahmetermin, abgeschätzt auf Basis von Abundanzen an Copepoden und Cladoceren im Angebot und den entsprechenden Mageninhalten an Mesozooplankton und Fischeiern (Shorigin-Index).

Monat/Jahr	Hering	Sprott
März 1988	-*	6.2
April 1988	0.9	49.9
April 1991	2.8	29.4
Mai 1988	0.4	11.3
Mai 1991	11.7	43.5
Juni 1990	4.0	91.3
Juli 1987	2.3	-
Juli 1988	2.6	9.4
Juli 1991	5.2	14.8
August 1988	6.6	0.3
August 1991	0.9	<0.1

*** hohe Anteile an Makrozooplankton**

Für den Hering lagen die benötigten Konzentrationen an Fischeiern im Angebot meist im Bereich von 0.4-6.6 Fischeiern pro m^3 . Lediglich im Mai 1991 war die erforderliche Konzentration höher (11.7 Eier pro m^3). Verglichen mit den Abundanzen an Dorsch- und Sprotteiern unterhalb der Halokline aus den vertikal-auflösenden Probenahmen (Abb. 30 und 31) ergeben sich keine Hinweise auf eine ausgeprägte Selektion von Fischeiern durch Heringe

Im Vergleich zum Hering waren die für die Sprotte benötigten Eikonzentrationen mit 29-91 Eiern pro m^3 im April 1988 und 1991, Mai 1991 und Mai/Juni 1990 sehr viel höher. Da die maximalen Dichten an Dorsch- und Sprotteiern im Nahrungsangebot einzelner Tiefenstufen in der Regel bei 15-20 Eier pro m^3 lagen (Ausnahme: Mai/Juni 1989 mit 74 Sprotteiern pro m^3), kann von einer positiven Selektion von Fischeiern durch Sprotten zu diesen Terminen ausgegangen werden. Die sehr geringen benötigten Eikonzentrationen im August 1988 und 1991 (< 0.3 Eier pro m^3) ergeben sich durch die unterschiedliche Vertikaleinordnung von noch im Plankton vorhandenen Dorscheiern und fressenden Sprotten bzw. einer Negativ-Selektion von Fischeiern entsprechend der Konzentration auf Cladoceren als Nahrungsorganismen. Zu den verbleibenden Terminen lagen die notwendigen Eikonzentrationen bei 6.2-14.8 Eiern pro m^3 , was der Größenordnung der Konzentration im Nahrungsangebot entsprochen haben dürfte.

Der Tab. 48 sind die mittleren Dichten an Fischeiern pro m^3 im Nahrungsangebot (Mittel über die gesamte Wassersäule) und die zugehörigen mittleren Mageninhalte an Eiern zu entnehmen.

Tab. 48 Mittlere Abundanzen an Fischeiern (n/m^3) auf den Fischereistationen während eines Probennahmetermins in Relation zu den mittleren Anzahlen an Fischeiern in den Mägen von Hering und Sprott und den Anzahlen an Eiern pro g Mageninhalt.

Monat/Jahr	Hering			Sprott		
	Angebot Fischeier pro m^3	mittlere Anzahl	Eier/g	Angebot Fischeier pro m^3	mittlere Anzahl	Eier/g
März 1988	0.96	10.79	209.2	0.85	9.02	219.0
April 1988	0.33	3.24	14.6	1.06	28.13	680.7
Juli 1991	0.82*	15.40	28.2	0.82*	11.82	102.7
August 1988	0.04	0.94	4.7	0.06	0.06	1.3
August 1991	0.28	1.87	5.9	0.28	0.06	0.5

* Unterschätzung da lediglich Abundanzen an Dorscheiern berücksichtigt

Berücksichtigt man, daß das Nahrungsangebot im Juli 1991 eine Unterschätzung darstellt (nur Dorscheier berücksichtigt), so deutet sich für den Hering ein linearer Anstieg von mittleren Mageninhalten und Eikonzentrationen in-situ an. Eine ähnlich deutliche Abhängigkeit des Mageninhaltes vom Angebot wurde für den Sprott nicht festgestellt. Bei hohen Konzentrationen von 1.06 Eiern pro m^3 im Nahrungsangebot im April 1988 hatte der Sprott im Mittel 28.7 Fischeier gefressen, während im März 1988 und Juli 1991 bei ähnlich hohen Dichten nur 32 und 42% des entsprechenden Mageninhaltes auftraten. Im August 1991 nahmen Sprotten bei mittleren Abundanzen von 0.28 Eiern pro m^3 praktisch überhaupt keine Fischeier mehr auf.

Bei einem Vergleich der Fischeier pro g Mageninhalt (Tab. 48) ergaben sich für beide Arten sehr ähnliche, relativ hohe Werte im März 1988 (209 bzw. 219 Eier/g Mageninhalt), während im April 1988 und Juli 1991 die entsprechenden Werte in Sprottmägen (681 und 103 Eier/g) sehr viel höher waren als in Heringsmägen (15 und 28

Eier/g). Dies bestätigt, daß Sprotten Fischeier in diesen Monaten im Vergleich zum Hering gezielt selektierten. Lediglich im August 1988 und 1991 waren die Anzahlen in Sprottmägen noch geringer als in Mägen von Heringen.

Ein direkter Vergleich von Eikonzentrationen in-situ (Mittelwerte über die gesamte Wassersäule) und den Mageninhalten an Fischeiern in Relation zum Gesamt-Mageninhalt auf jeder Fischereiposition ist in Abb. 46 und den Anhangstab. 7 und 8 dargestellt.

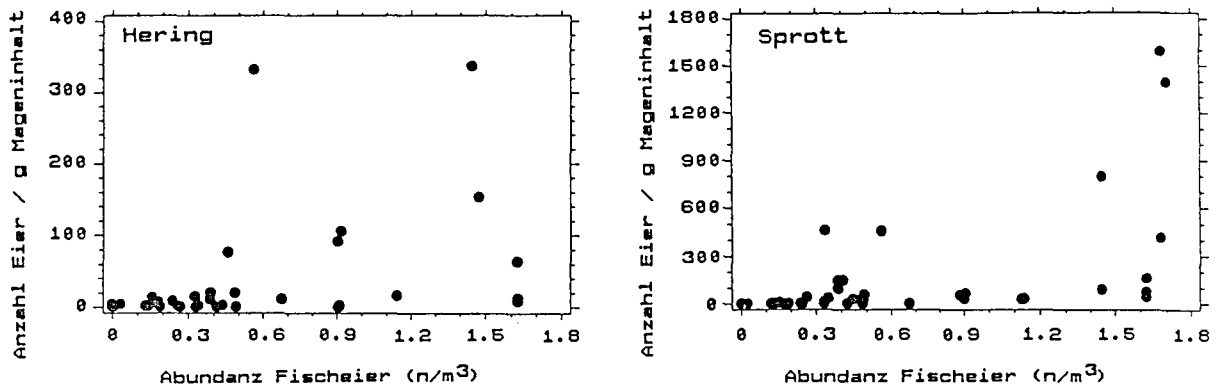


Abb. 46 Selektion von Fischeiern: Mittlere Anzahl Fischeier in den Mägen von Hering und Sprott (n/g Mageninhalt) in Abhängigkeit von der Abundanz an Fischeiern (n/m^3) in-situ.

Hohe Anzahlen von > 300 Fischeiern/g Mageninhalt konnten in Heringsmägen nur auf 2 Stationen im März 1988 festgestellt werden. Werte von > 50 Eiern/g Mageninhalt traten auf 5 weiteren der 34 Stationen auf, und zwar in den Monaten März 1988 und Juli 1991. In allen Fällen lag die Konzentration im Nahrungsangebot bei > 0.4 Eiern pro m^3 . Trotz eines hohen Angebotes an Fischeiern konnten in diesen Monaten auf einzelnen Stationen aber auch geringe Eianzahlen in den Mägen beobachtet werden. Unabhängig vom Nahrungsangebot lagen die maximalen Mageninhalte im August 1988 und 1991 bei ≤ 20 Eiern/g Mageninhalt.

Für den Sprott ließen sich in den Monaten März und April 1988 sowie Juli 1991 deutlich höhere Eianzahlen pro g Mageninhalt feststellen. Auf 6 von 38 Stationen lagen die Werte bei > 300 Eiern/g Mageninhalt, wobei maximale Werte im April 1988 auftraten (1400-1600 Eier/g). Auf insgesamt 15 Stationen wurden überdurchschnittlich hohe Werte angetroffen (> 50 Eier/g Mageninhalt). Dabei wiesen im Frühjahr 67 % aller Stationen höhere Werte auf, während es im Sommer nur 31 % waren. Im August 1988 und 1991 konnten, unabhängig vom Nahrungsangebot, nur sehr geringe Anzahlen an Fischeiern in den Mägen beobachtet werden.

Die mittleren prozentualen Anteile der Eientwicklungsstadien IA-IV an den in-situ Abundanzen von Dorscheiern und den mittleren Anzahlen in den Mägen des Herings werden in Tab. 49 verglichen. Während die Anteile des jüngsten Eistadiums an den

Abundanzen bei 49-69% lagen, waren die Anteile in den Mägen mit 14-33% deutlich geringer. Das Eistadium IB trat in den Planktonfängen mit 12-22% auf, war aber mit höheren prozentualen Anteilen von 19-59% in den Mägen vertreten (Ausnahme: August 1991). Die entsprechenden prozentualen Anteile des Eistadiums II waren mit 13-20% in-situ ebenfalls geringer als in den Mageninhalt mit 20-40% (Ausnahme: Mai/Juni 1990). Für die ältesten Eistadien III und IV ergaben sich in-situ Anteile von 5-19%, verglichen mit deutlich höheren Anteilen von 14-47% in den Mägen. (Ausnahme: Mai/Juni 1990).

Tab. 49 Entwicklungsstadien von Dorscheiern in-situ und in Heringsmägen: prozentuale Anteile von Eistadien aus der Plankton-Aufnahme im Vergleich zu den entsprechenden Anteilen im Magen des Hering zu verschiedenen Probennahmeterminen sowie Anzahl der Dorscheier aus den Mägen, deren Entwicklungsstadium bestimmt wurde.

Monat/Jahr	Anzahl Eier im Magen	IA		IB		II		III		IV	
		in situ	Magen	in situ	Magen	in situ	Magen	in situ	Magen	in situ	Magen
Juli 1987	122	56.9	23.8	17.7	22.1	16.0	40.2	8.9	9.8	0.4	4.1
Juni 1990	113	61.0	32.7	19.0	59.3	14.1	6.2	5.1	1.8	0.7	0.0
April 91	64	64.6	14.1	11.7	18.8	12.7	20.3	8.1	35.9	2.9	10.9
Mai 1991	117	69.0	27.4	12.7	21.4	13.7	20.5	4.1	29.9	0.6	0.9
Juli 1991	255	50.0	17.4	21.9	27.2	20.2	21.4	7.2	30.6	0.8	3.4
August 91	101	48.5	26.7	17.2	5.0	15.6	16.8	16.2	51.5	2.6	0.0

Der Tab. 50 sind die über alle Probennahmeterminen zusammengefaßten entsprechenden Anteile der Dorsch- und Sprotteistadien in-situ und in den Mägen von Hering und Sprott zu entnehmen.

Tab. 50 Entwicklungsstadien von Dorsch- und Sprotteiern in-situ und in Herings- und Sprottmägen: mittlere prozentuale Anteile von Eistadien aus den Plankton-Aufnahmen im Vergleich zu den Anteilen im Magen von Hering und Sprott sowie Anzahl der Dorsch- und Sprotteiern aus den Mägen, deren Entwicklungsstadium bestimmt wurde.

Eistadium	Dorscheier			Sprotteier		
	Herings-mägen	Sprott-mägen	in situ	Herings-mägen	Sprott-mägen	in situ
IA	22.6	26.8	58.3	23.2	15.1	62.4
IB	26.7	36.7	16.7	25.1	27.7	19.6
II	21.3	7.9	15.4	17.4	12.8	10.8
III	26.5	19.2	8.3	32.8	35.2	6.1
IV	2.8	9.6	1.3	1.5	9.2	1.2
Anzahl Eier analysiert	772	178		878	610	

Während das Dorscheistadium IA mit 23 und 27% in den Mägen beider Räuber im Vergleich zu 58% in-situ deutlich unterrepräsentiert war, konnten vom Eistadium IB im Vergleich zu 17% in-situ deutlich höhere Anteile von 27 und 37% in den Mägen festgestellt werden. Für das Eistadium II ist das Bild uneinheitlicher. Zwar lag der

prozentuale Anteil im Magen des Herings über den Planktonfängen, aber der entsprechende Wert in den Sprottmägen war geringer. Eindeutiger sind die prozentuale Anteile des Stadiums III und IV, mit 27 und 19 bzw. 3 und 10% in den Mägen von Hering und Sprott gegenüber 8 und 1% in-situ.

Die in Tab. 50 dargestellten Anteile der Sprotteistadien in-situ zeigen ebenfalls eine deutliche Überrepräsentation der älteren Eistadien in den Mägen. Vor allem das Stadium III stellt mit 33 und 35% in den Mägen von Hering und Sprott, verglichen mit 6% in-situ, einen außergewöhnlich hohen Anteil. Wie bei den Dorscheiern ist der prozentuale Anteil des Eistadiums IA in den Mägen mit 23 und 15% deutlich geringer als in-situ mit 62%.

Die Verhältnisse von Fischlarven zu Fischeiern in den Mägen von Hering und Sprott waren in der Regel deutlich geringer als im Nahrungsangebot (in 18 von 21 Fällen geringer als 1:100 und in der überwiegenden Anzahl sogar geringer als 1:2000). Nur im Mai 1988 konnten in Heringsmägen relativ hohe Anzahlen an Sprott und Flunderlarven identifiziert werden (Verhältnis Fischlarven zu Fischeier 1:60), was mit den Abundanzen im Nahrungsangebot gut übereinstimmt. Sprottmägen enthielten in diesem Monat keine Fischlarven, obwohl die Magenproben aus den gleichen Schleppnetzfangen stammten. Im Mai/Juni 1990 wurden umgekehrt in Sprottmägen relativ viele Larven identifiziert (Verhältnis 1:74), aber nicht in Heringsmägen. Ein außergewöhnlich hohes Verhältnis von 1:6 wurde in Heringsmägen aus dem August 1991 festgestellt, ist jedoch auf eine geringe Eianzahl in den Mägen zurückzuführen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Verhältnisse von Fischlarven zu Fischeiern in den Mägen deutlich geringer waren als in-situ, d.h. das Fischeier anteilmäßig sehr viel häufiger in den Mägen von Hering und Sprott auftraten als Larven. Dieser Unterschied ergibt sich aus der vertikalen Einordnung beider Beutegruppen. Im Gegensatz zu den Fischeiern, stehen Heringen und Sprotten im unteren Bereich der Wassersäule lediglich die jüngeren frisch geschlüpften Larven als Nahrung in höheren Abundanzen zur Verfügung. Im Falle hoher Konzentrationen an diesen kleineren Fischlarven, wie im Mai/Juni 1990 beobachtet (Abb. 33 und 34), konnten auch deutlich höhere Anzahlen an Sprottlarven in Sprottmägen festgestellt werden. Beim Hering lagen die mittleren Mageninhalte an diesen sehr kleinen Fischlarven zwar ebenfalls über dem Durchschnitt, waren aber um den Faktor 14 geringer als in Sprottmägen. Im Mai 1988 und August 1991, ebenfalls Monate mit einer hohen Abundanz an Sprott- bzw. Dorschlarven im Nahrungsangebot (Tab. 43 und 87), wurden Larven (meist größere Exemplare) von Heringen aber nicht von Sprotten konsumiert.

Die Dominanzverhältnisse unter den Fischlarvenarten im Nahrungsangebot entsprachen generell den Verhältnissen in den Mageninhalten. So dominierten Sprottlarven die Larvenfraktion in den Mägen von Hering und Sprott (88 bzw. 89% der insgesamt bis zur Art identifizierten Larven), während der Anteil der Dorschlarven entsprechend der Abundanz im Nahrungsangebot gering war (10 bzw. 2 %). Der höhere Anteil an Dorschlarven in Heringsmägen ist dabei auf die überdurchschnittlich hohen Mageninhalte an Larven dieser Art im August 1991 zurückzuführen.

5.2.3.3 0-Gruppen Individuen

Aufgrund der derzeit noch äußerst geringen Kenntnisse zur Vertikal- und Horizontalverteilung der 0-Gruppen Individuen von Dorsch und Sprott lassen sich kaum Aussagen zur Nahrungsselektion des Herings als Räuber von Klein-Fischen machen. Festzustellen ist allerdings, daß auch die in der zentralen Ostsee in höheren Abundanz vorkommenden 0-Gruppen Sprotten (siehe Tab. 44) kaum in Heringsmägen zu finden waren.

5.2.4 Nahrungspräferenz in Abhängigkeit von der Räuberlänge

In diesem Kapitel wird die mittlere Zusammensetzung der Nahrung von Hering und Sprott an taxonomischen Großgruppen in Gewichtsanteilen und an Fischeiern, -larven und Klein-Fischen in Anzahlen in Abhängigkeit von der Räuberlänge dargestellt.

Die über alle Probennahmetermine von März-August zusammengefaßten Gewichtsanteile der taxonomischen Großgruppen Copepoda, Cladocera, Mysidacea, Polychaeta, Pisces, Sonstiges und Unidentifiziertes in der Nahrung von Herings unterschiedlicher Längen sind in Abb. 47 aufgeführt. Eine entsprechende detaillierte Darstellung für jeden Probennahmetermin ist in Anhangsabb. 3 zu finden. Berücksichtigung fanden lediglich Längensklassen, für die mindestens 5 Mageninhalte pro Termin vorlagen.

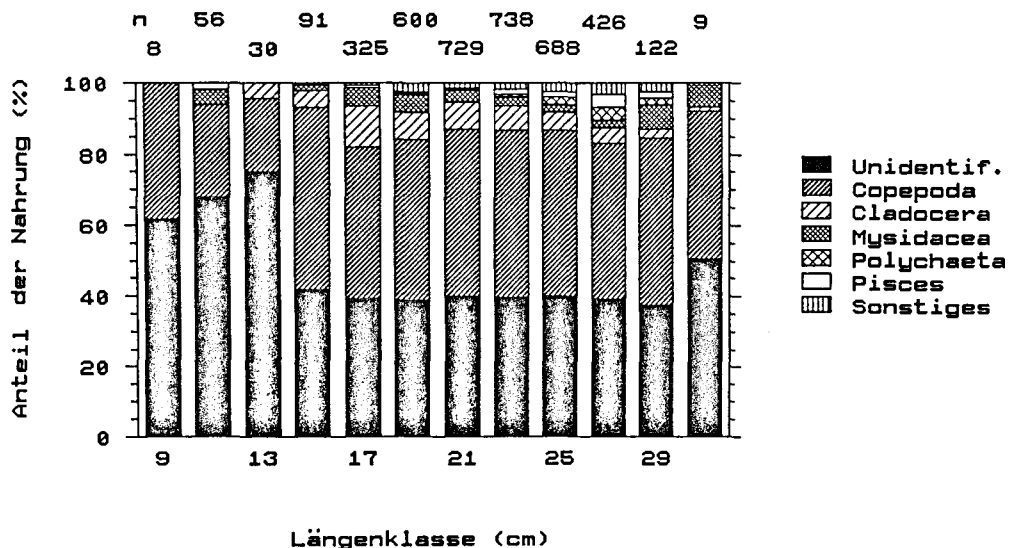


Abb. 47 Nahrungszusammensetzung des Herings: Gewichtsanteile an taxonomischen Großgruppen in unterschiedlichen Längensklassen (Klassenmitten), n = Anzahl analysierter Mägen.

Die mittlere relative Nahrungszusammensetzung des Herings zeigte keine drastischen Änderungen in den abgedeckten Längensklassen von 9-31 cm. Copepoden waren in allen Längensklassen eindeutig die Hauptnahrung. Cladoceren traten in größeren Gewichtsanteilen in den Längensklassen 13-29 cm auf, wobei die höchsten Anteile im

mittleren Längenbereich von 16-24 cm ermittelt wurde. Das Fehlen von Cladoceren in den Längenklassen 9 und 11 cm erklärt sich aus der Tatsache, daß die vorhandenen Mageninhalte lediglich aus dem März 1988 stammen, einem Zeitpunkt mit sehr geringen Abundanzen an Cladoceren im Nahrungsangebot. Mysidaceen traten, mit Ausnahme der Längenklassen 9 und 13 cm, ebenfalls in allen Längenklassen auf. Unterhalb von 16 cm war ihr Anteil an der Nahrung allerdings gering. Polychaeten und Pisces waren nur in Heringen ≥ 22 cm in nennenswerten Gewichtsanteilen vertreten. Andere Crustaceen des Makrozooplanktons, die in der zusammengefaßten Gruppe Sonstiges eingeordnet sind, traten ebenfalls erst ab einer Totallänge von 18 cm auf. Mit Ausnahme des März 1988 waren Copepoden auch zu den einzelnen Probennahmeterminen in allen Längenklassen in hohen Gewichtsanteilen vertreten (Anhangsabb. 3). Cladoceren wurden, soweit sie im Nahrungsangebot in größeren Anzahlen vorhanden waren (siehe Kapitel 5.2.1), ebenfalls in allen Längenklassen gefunden. Ausnahme waren lediglich der Juli 1988, wo insgesamt kaum Cladoceren in den Mägen auftraten und der August 1988, in dem Fische ≥ 26 cm keine Cladoceren im Magen aufwiesen. Im März 1988 bildeten Mysidaceen ab Räuberlängen von 16 cm die bedeutendste Nahrungsgruppe, während kleinere Heringe Copepoden bevorzugten. Der sich in den über alle Probennahmetermine gemittelten Mageninhalten andeutende Trend der Zunahme des Gewichtsanteils größerer Nahrungsobjekte mit ansteigender Räuberlänge bestätigte sich in den Monaten März, April und August 1988 sowie April bis August 1991, d.h. in 7 von 11 Probennahmeterminen. Eine Zunahme der Gewichtsanteile der Fischfraktion mit zunehmender Räubergröße zeigte sich im April bis August 1991, wobei im August hauptsächlich Fischlarven und Jungfische den relativ hohen Gewichtsanteil ausmachten. In den verbleibenden Monaten April, Mai und Juli 1991 bildeten dagegen Fischeier den Hauptanteil der Kategorie Pisces (Anhangsabb. 3). Die mittleren relativen Gewichtsanteile der taxonomischen Großgruppen Copepoda, Cladocera, Pisces, Sonstiges und Unidentifizierbares in der Nahrung von Sprotten in Abhängigkeit von der Räuberlänge sind in Abb. 48 dargestellt.

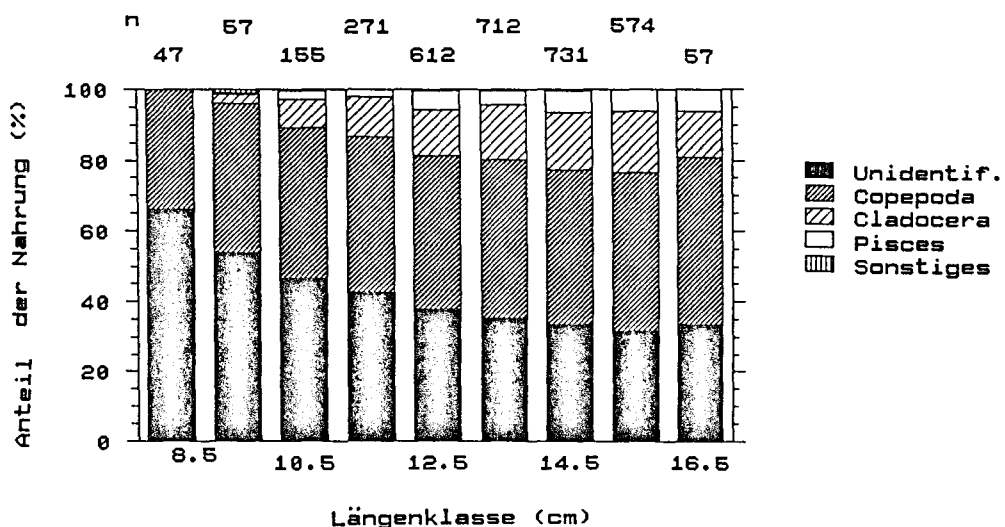


Abb. 48 Nahrungszusammensetzung der Sprotte: Gewichtsanteile an taxonomischen Großgruppen in unterschiedlichen Längenklassen, (Klassenmitten), n = Anzahl analysierter Mägen.

Copepoden bildeten auch bei Sprotten den Hauptbestandteil der Nahrung in allen Längenklassen von 8.5 bis 16.5 cm. Cladoceren und Pisces traten ab 9.5 bzw. 10,5 cm in nennenswerten Quantitäten auf, wobei für beide Nahrungsfraktionen der Gewichtsanteil mit zunehmender Länge anstieg. Der Anteil sonstiger Nahrung war in allen Längenklassen gleichmäßig gering.

Die relative Nahrungszusammensetzung für jeden Probennahmetermin (Anhangsabb. 4) bestätigte den Anstieg des Anteils an Cladoceren mit zunehmender Länge im Mai 1988 und 1991 sowie Juli 1988. Eine Zunahme des Gewichtsanteils an der Kategorie Pisces mit zunehmender Länge ist zwar im April 1991 und im Mai/Juni 1990 erkennbar, kann aber in den anderen Monaten mit hohen Anteilen an Fischeiern und Larven im April 1988, Mai und Juli 1991 nicht eindeutig belegt werden. Für das Makrozooplankton ließ sich eine verstärkte Nahrungsselektion durch größere Sprotten zu keinem Zeitpunkt nachweisen.

Die prozentualen Anteile jeder Längenklasse an den, über alle Probennahmetermine gemittelten Anzahlen an Fischeiern, Larven und Fischen in den Mägen von Hering und Sprott sind der Abb. 49 zu entnehmen. Aufgrund des sehr geringen Auftretens von Klein-Fischen in den Mägen von Sprotten wurde auf eine entsprechende Darstellung der Anteile am Mittelwert verzichtet.

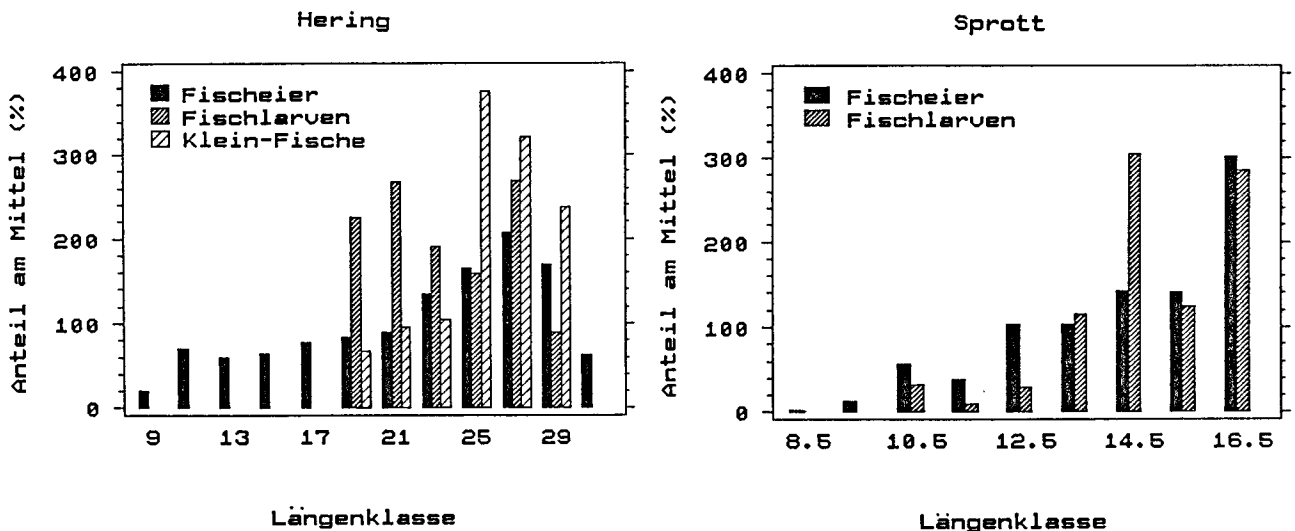


Abb. 49 Jugendstadien in Abhängigkeit von der Räuberlänge: Prozentualer Anteil des mittleren Mageninhaltes (in Anzahlen) einzelner Längenklassen (Klassenmitten) am Gesamtmittel von Fischeiern, -larven und Klein-Fischen in den Mägen von Hering und Sprott.

In Heringsmägen waren zwar in allen Längenklassen von 9-31 cm Fischeier, aber nur in Heringen ≥ 18 cm auch Larven und Fische vertreten. Der prozentuale Anteil der Fischeianzahlen stieg mit zunehmender Länge bis zur Längenklasse 29 cm an. Für Fischlarven konnte keine entsprechende Zunahme mit ansteigenden Längen festgestellt werden. Größere Heringe (Längenklassen 25-29) fraßen allerdings deutlich höhere Anzahlen an Fischen. In Sprottmägen aus allen Längenklassen (8.5-16.5 cm) wurden

Fischeier und in Sprotten ≥ 10 cm auch Fischlarven identifiziert. Die Anteile an Eiern und Larven nahmen dabei mit ansteigender Räuberlänge zu.

Die mittleren Anzahlen an Fischeiern in Relation zum Gesamt-Mageninhalt in Abhängigkeit von der Fischlänge sind für den Hering und Sprott in Abb. 50 dargestellt.

Für den Hering zeigten sich sehr hohe Werte von > 180 Eiern pro g Mageninhalt in den Längenklassen 9 bis 13 cm. Größere Heringe wiesen dagegen lediglich Werte von 3 bis 32 Eiern pro g Mageninhalt auf. Dabei beruht der minimale Wert in der Längensklasse von 31 cm allerdings auf einer sehr geringen Anzahl an Mägen aus dem Juli 1987 (siehe Abb. 47). Die hohen Eianzahlen pro g Mageninhalt in den Mägen von Individuen < 14 cm basieren zwar auf einer ausreichenden Anzahl an analysierten Mägen von verschiedenen Stationen, stammen jedoch lediglich aus zwei Probennahmeterminen im März 1988 und April 1991.

Im Gegensatz zum Hering traten bei Sprotten die geringsten Anzahlen an Fischeiern pro g Mageninhalt in den kleinsten Längensklassen auf. Ab 10 cm Länge wurden hohe Werte von 156 bis 385 Eier pro g Mageninhalt festgestellt. Obwohl die untersuchten Anzahlen in den Längensklassen 8.5 und 9.5 cm auch beim Sprott relativ gering sind, repräsentieren sie jedoch 4 Probennahmeterminen mit z.T. hohen gefressenen Anzahlen an Fischeiern in den anderen Längensklassen.

Mittelgroße Heringe (Längensklassen 19 und 21 cm) wiesen deutlich höhere Anzahlen an Fischlarven pro g Mageninhalt auf als größere Heringe (Abb. 50). Die höchsten Werte an Klein-Fischen ergaben sich im Gegensatz dazu in den Mägen größerer Heringe (Längensklassen 25 und 27 cm). In Sprottmägen traten höhere Anzahlen an Fischlarven pro g Mageninhalt in größeren Individuen ab 13 cm auf. Insgesamt hatten Sprotten deutlich höhere Anzahlen an Fischlarven pro g Mageninhalt gefressen als Heringe.

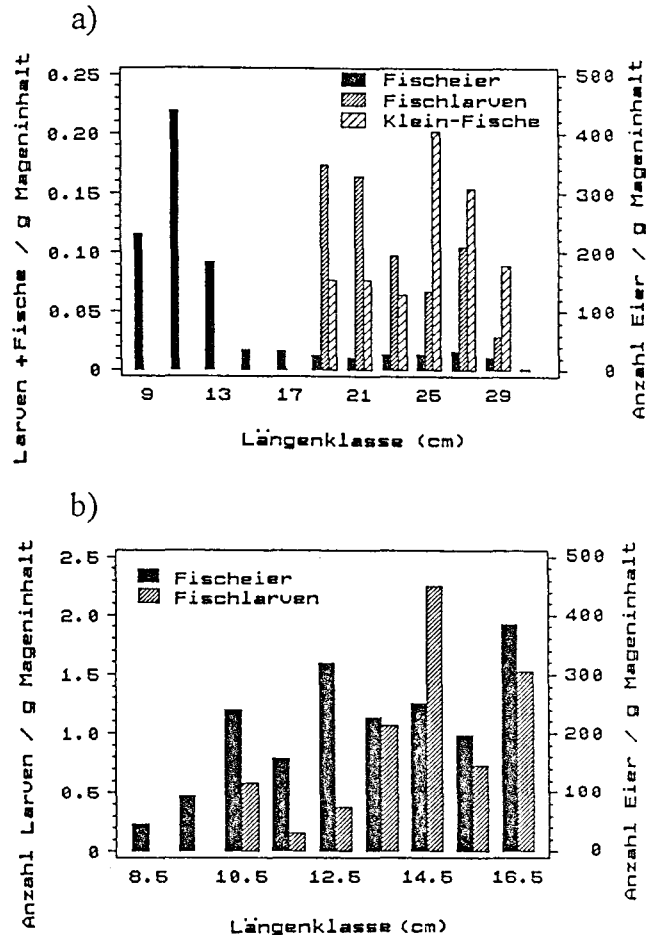


Abb. 50 Längen-Abhängigkeit des Anteils von Fischeiern, -larven und Kleinfischen am Mageninhalt von Hering (a) und Sprott (b): Mittelwert der Anzahlen pro g Mageninhalt in unterschiedlichen Längensklassen (Klassenmitten).

5.3 Diurnaler Rhythmus in der Nahrungsaufnahme

In diesem Kapitel wird der tägliche Rhythmus der Nahrungsaufnahme von Hering und Sprott anhand der Ergebnisse aus den 24-Std. Fischereien beschrieben und die Dauer der täglichen Freßperiode bestimmt. Als Eingabewerte zur Abschätzung der täglichen Nahrungsrationen über die Magenentleerungsraten werden die mittleren Mageninhalte zu Beginn und am Ende der täglichen Freßperiode bestimmt. Aus den relativen Änderungsraten des Mageninhaltes wird die Intensität der Nahrungsaufnahme im Verlauf der täglichen Freßperioden abgeleitet.

5.3.1 24-Std. Fischereien

Für jede vollständig ausgewertete 24-Std. Fischerei (Tab. 5) sind die tageszeitlichen Änderungen folgender Größen (arithmetische Mittelwerte) in Abb. 51-63 dargestellt:

- Menge des Mageninhaltes mit jeweiligem Standardfehler und Hinweis zum Sonnenauf- und Sonnenuntergang,
- gewichtsmäßiger Anteil der verschiedenen taxonomischen Großgruppen an der Gesamt-Menge der Nahrung,
- Verdauungsgrad nach taxonomischen Großgruppen getrennt sowie Auftreten von überwiegend frischer Nahrung in einer der Hauptnahrungskomponenten,
- Anzahl an Fischeiern mit jeweiligem Standardfehler und Auftreten intakter Fischeier,
- Anzahl an Fischlarven mit jeweiligem Standardfehler.

Zusätzlich sind in den Abb. die mittleren Fangzeiten, Anzahlen analysierter Mägen, mittlere Längen der analysierten Fische und berücksichtigte Längensklassen sowie Anteile leerer Mägen dargestellt. Für 24-Std. Fischereien, bei denen keine detaillierte Analyse durchgeführt werden konnte, sondern lediglich die Mageninhaltsgewichte ermittelt wurden (Tab. 5), enthalten die Abb. die mittleren Mageninhalte mit dem jeweiligen Standardfehler und zugehörige Begleitinformationen.

In Abb. 51 sind die Ergebnisse der Mageninhaltsanalysen an Heringen für eine 24-Std. Fischerei aus dem April 1988 dargestellt. Aufgrund des geringen Fangerfolges mit dem verwendeten Grundschleppnetz während der nächtlichen Probennahmen, beschränkte sich die Analyse auf Probenmaterial aus Tagesfängen. Im mittleren Mageninhalt wurde im Verlauf des Vormittages eine eindeutige Zunahme im Gewicht (0.08 auf 0.43 g) und in der Anzahl an Fischeiern (0.6 auf 6.6 Eier) festgestellt. Im Verlauf des Nachmittages bis zum frühen Abend nahm der Mageninhalt auf durchschnittlich 0.11 g und 2.8 Fischeier ab. Dem Trend in der Gesamtmenge an Mageninhalt entsprechend, zeigte der Anteil leerer Mägen am Vormittag eine Abnahme von 32 auf 0% und bis zum frühen Abend wieder einen Anstieg auf 25%. Der Anteil unidentifizierbarer Nahrung folgte diesem Trend. Am frühen Morgen stellten Polychaeten den

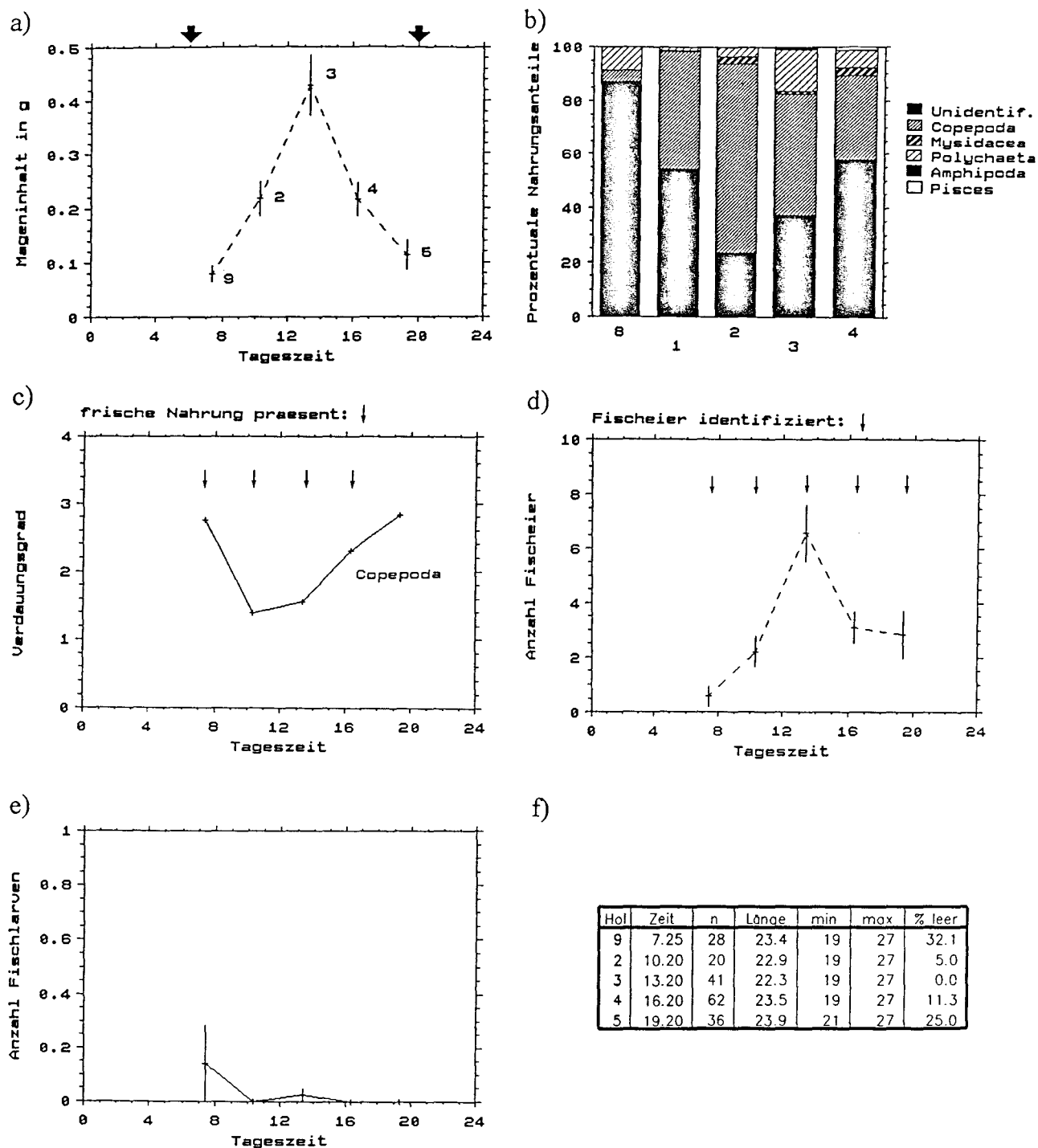


Abb. 51 Diurnaler Freßrhythmus von Heringen während einer 24-Std. Fischerei im April 1988. Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ∇ ,
- Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- Verdauungsgrade für taxonomische Großgruppe, Auftreten frischer Nahrung \downarrow ,
- Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier \downarrow ,
- Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längensklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

Hauptteil der identifizierbaren Nahrung, zu anderen Tageszeiten dominierten die Copepoden. Der mittlere Verdauungsgrad der Copepoden zeigte ein Minimum am späten Vormittag und nahm im anschließenden Tagesverlauf zu. Außer im letzten Hol waren immer auch einzelne Mägen mit überwiegend frisch aufgenommenen Copepoden präsent. In der Gruppe Fischeier traten zu allen Fangzeiten intakte, d.h. identifizierbare Exemplare in den Mägen auf. Die mittlere Anzahl an Fischlarven war unabhängig von der Tageszeit sehr gering.

Im Mai 1988 war der nächtliche Fangerfolg an Heringen während einer 24-Std. Fischerei trotz der Verwendung eines semi-pelagischen Schleppnetzes für eine Analyse der Mageninhalte ebenfalls nicht ausreichend. Daher sind in Abb. 52 nur die Ergebnisse aus den erfolgreichen Tagesfängen dargestellt. Für den mittleren Mageninhalt zeigte sich im Laufe des Tages vom frühen Morgen bis zum späten Nachmittag eine Zunahme von 0.13 auf 1.66 g. Fischeier traten in geringer Anzahl ab 7.30 Uhr auf. Im Verlauf des Tages nahm die Anzahl zu und erreichte ein Maximum von 5.1 Eiern pro Magen am Nachmittag. Fischlarven waren mit maximalen Anzahlen von 0.47 pro Magen ebenfalls nachmittags vertreten. Der Anteil leerer Mägen und der unidentifizierten Nahrung war im ersten Hol nach Sonnenaufgang mit 11 bzw. 49% deutlich höher als zu anderen Tageszeiten (0-2 bzw. 17-26%). Copepoden waren zu allen Fangterminen die bevorzugte Nahrung. Lediglich am frühen Morgen konnte ein größerer Gewichtsanteil an Cladoceren festgestellt werden. Andere bedeutende Nahrungstiere waren Cumaceen, die vor allem mittags in den Mägen auftraten. Die mittleren Verdauungsgrade waren bei Copepoden und Cumaceen, mit Ausnahme jeweils eines Fanges am frühen Abend bzw. um 15.15 Uhr, gering. Während des gesamten Tages waren einzelne Mägen mit überwiegend frischer Nahrung präsent. Intakte Fischeier traten mit Ausnahme des ersten Termines nach Sonnenaufgang ebenfalls in allen Proben auf.

Im Juli 1988 wurden auf einer Dauerstation im zentralen Bornholm Becken 7 erfolgreiche Fischereifänge mit einem Schwimmschleppnetz zu unterschiedlichen Tageszeiten durchgeführt. Der mittlere Mageninhalt der untersuchten Heringe stieg von Sonnenaufgang bis zum frühen Nachmittag von 0.19 auf 0.92 g an (Abb. 53). Anschließend deutet sich ein Abfall des Mageninhaltes an. Die mittleren Anzahlen an Fischeiern in den Mägen folgten diesem Trend mit einem Anstieg von 0.5 bis 5.7 Eiern pro Magen vom frühen Morgen bis zum späten Nachmittag. Fischlarven wurden in geringen Anzahlen lediglich in den Mägen der am frühen Morgen gefangenen Heringe festgestellt. Nur zu dieser Tageszeit traten auch leere Mägen auf. Parallel zur Zunahme des mittleren Mageninhaltes im Tagesverlauf nahm der Anteil unidentifizierbarer Nahrung kontinuierlich ab. Bevorzugte Nahrungsobjekte waren Copepoden. Cladoceren traten nur zum ersten Fangzeitpunkt in geringen Gewichtsanteilen auf. Der mittlere Verdauungsgrad der Copepodenfraktion war zu Sonnenaufgang am höchsten, in den darauffolgenden Hols am geringsten und nahm im Laufe des Tages wieder zu. Der hohe Verdauungsgrad der Copepoden zum Zeitpunkt des Sonnenaufganges weist auf eine Herkunft eines Teils der Nahrung vom Vortag. Einzelne Mägen mit überwiegend frischen Copepoden waren ebenso wie intakte Fischeier zu allen Zeitpunkten des Tages vertreten.

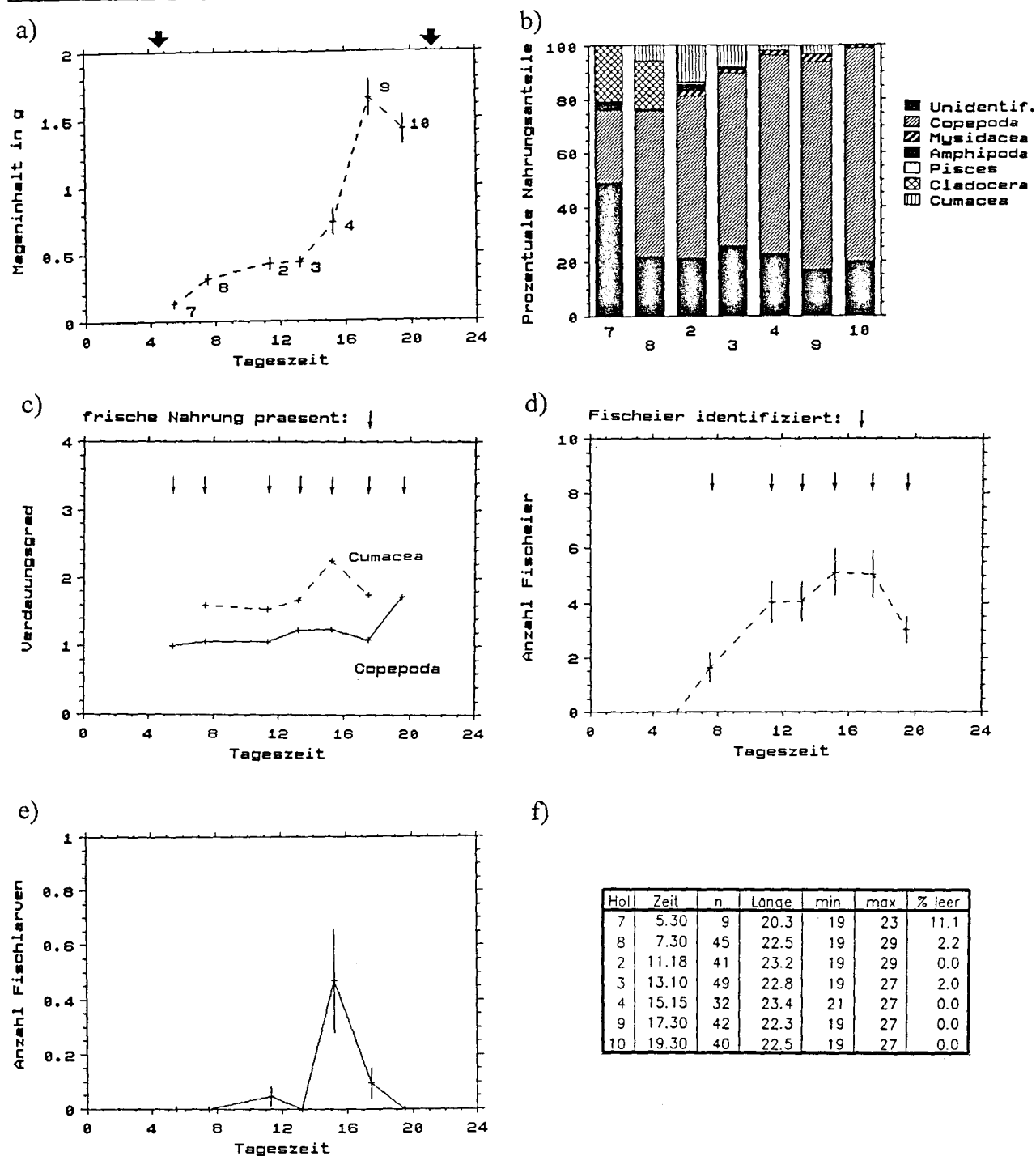


Abb. 52 Diurnaler Freßrhythmus von Heringen während einer 24-Std. Fischerei im Mai 1988.

Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- a) Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ▼ ,
- b) Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- c) Verdauungsgrade für taxonomische Großgruppen, Auftreten frischer Nahrung ↓ ,
- d) Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier ↓ ,
- e) Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- f) Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längensklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

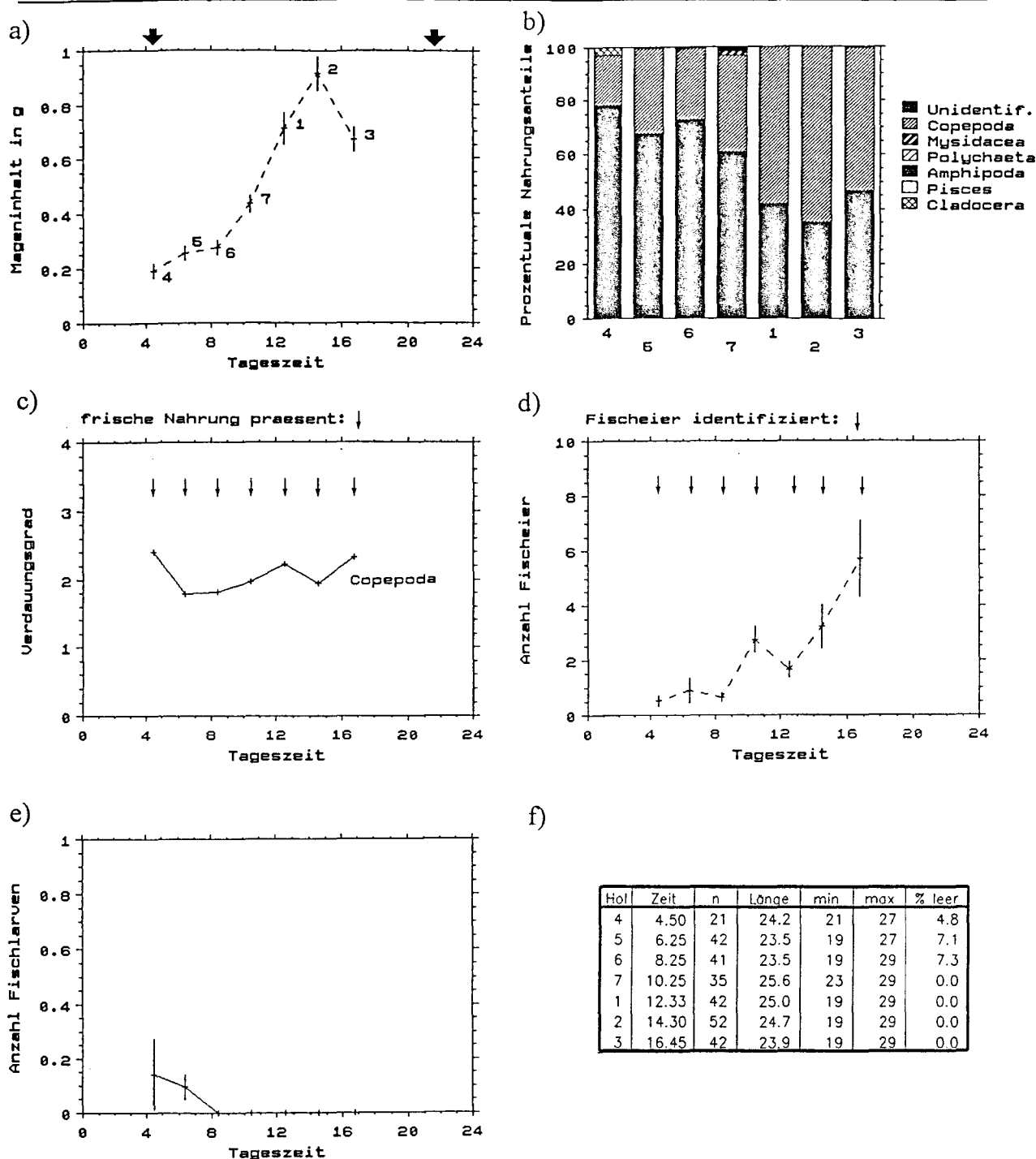


Abb. 53 Diurnaler Freßrhythmus von Heringen während einer 24-Std. Fischerei im Juli 1988. Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ∇ ,
- Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- Verdaunungsgrade für taxonomische Großgruppe, Auftreten frischer Nahrung \downarrow ,
- Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier \downarrow ,
- Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

Das Ergebnis der Inhaltsanalysen an Heringsmägen aus einer 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 359) ist der Abb. 54 zu entnehmen. Ausgehend vom ersten durchgeführten Hol am frühen Nachmittag stieg der mittlere Mageninhalt bis kurz vor Mitternacht von 0.40 bis 0.91 g an. Danach fiel der Mageninhalt bis 6.00 Uhr deutlich ab (0.28 g), um bis zum frühen Nachmittag wieder anzusteigen (0.63 g). Die mittleren Anzahlen an Fischeiern in den Mägen der Heringe zeigten ein klares Maximum um 15.50 Uhr (205 Eier pro Magen). Die niedrigsten mittleren Anzahlen an Fischeiern wurden in den beiden nächtlichen Fängen festgestellt. Fischlarven traten in geringen Anzahlen nur in den frühen Morgenfängen auf. Der Anteil leerer Mägen war, unabhängig von der Tageszeit, mit weniger als 5% niedrig. Der Anteil unidentifizierter Nahrung fiel im Laufe des Tages ab. Copepoden bildeten in der Regel die wichtigste Beutegruppe. Fischeier hatten einen signifikanten Anteil an den Mageninhaltsgewichten in den Nachmittagsstunden, während Cladoceren vor allem während der Nachthols und zum Morgengrauen auftraten. Die niedrigsten Verdauungsgrade waren bei Copepoden am frühen Morgen zu verzeichnen, während die höchsten Werte im Laufe der Nacht auftraten. Bei Cladoceren zeigten die Verdauungsgrade ein uneinheitlicheres Bild mit geringen Werten am Vor- und Nachmittag, relativ hohen Werten in den Abendstunden und einem Minimum kurz vor Mitternacht. Demnach wurden Cladoceren also auch nach Sonnenuntergang noch von den Heringen gefressen. Sie waren auch als frische Nahrungspartikel im ersten Nachthol vor Mitternacht nachweisbar. Mägen mit überwiegend frischen Copepoden wurden dagegen nur im Zeitraum von Sonnenauf- bis Sonnenuntergang festgestellt.

Der Abb. 55 sind die Mageninhalte und die zugehörigen Begleitinformationen für drei mit Schwimmschleppnetzen im Oktober 1988 und Juli 1991 durchgeführten 24-Std. Fischereien zu entnehmen. Während der ersten 24-Std. Fischerei im Oktober 1988 (Stat. 31) zeigte der mittlere Mageninhalt ein Minimum vor Sonnenaufgang (0.06 g) und stieg bis zum Nachmittag an (0.31 g). Danach fiel der Mageninhalt wieder auf Werte unter 0.20 g ab. Der Anteil der leeren Mägen nahm im Tagesverlauf ab und während der Nacht zu.

Bei der zweiten 24-Std. Fischerei im Oktober 1988 (Stat. 32) wurde ein minimaler mittlerer Mageninhalt (0.01 g) um 4.25 Uhr festgestellt. Im Fischereihol vor Sonnenaufgang lag der Mageninhalt leicht höher und stieg im Laufe des Vormittages auf einen Maximalwert (0.19 g) an. Nachmittags verringerte sich der mittlere Mageninhalt auf 0.14 g und nach Sonnenuntergang beschleunigte sich die Abnahme. Parallel dazu stieg der Anteil der leeren Mägen von 0 auf 71% um 4.25 Uhr an.

Bei der zweiten 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Station 393) zeigte der mittlere Mageninhalt ein sehr deutliches Minimum am frühen Vormittag (0.13 g). Sowohl die vorhergehende als auch die nachfolgende Probennahme erbrachte höhere Mageninhalte (0.48 g). Wie bei der schon vorgestellten 24-Std. Fischerei aus dem Juli 1991 wurde eine Zunahme des mittleren Mageninhaltes im Laufe des Tages mit maximalen Werten nach Sonnenuntergang (0.87 g) festgestellt. In den beiden nachfolgenden Probenahmen sank der mittlere Mageninhalt innerhalb von 4 Std. um 50%. Aufgrund der offensichtlich kurzen nächtlichen Freßpause und den insgesamt hohen mittleren Mageninhalten waren die Anzahlen leerer Mägen mit maximal 11% sehr gering.

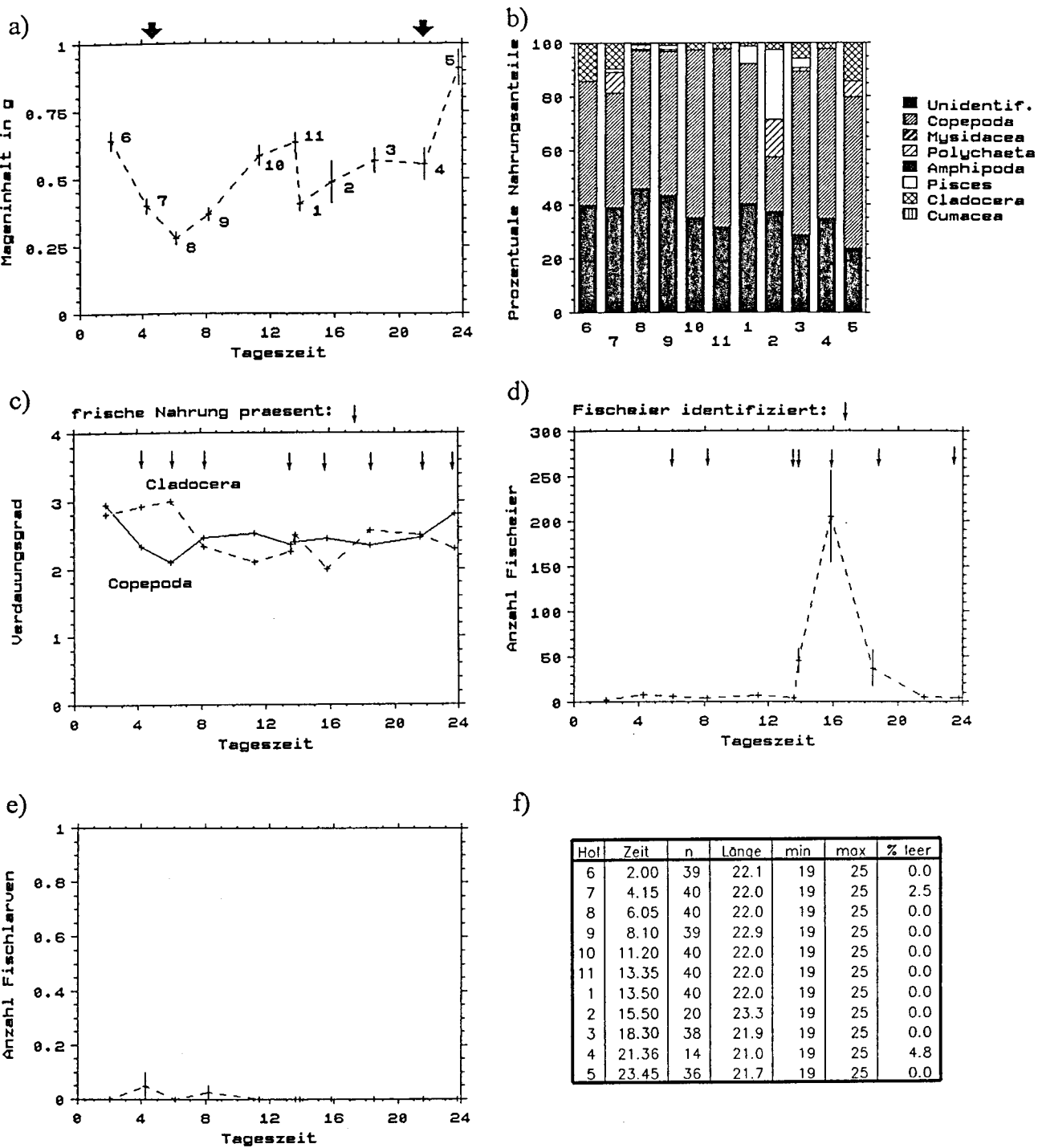
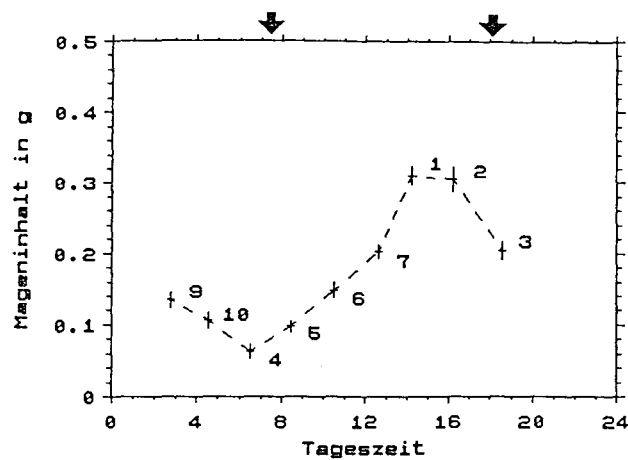


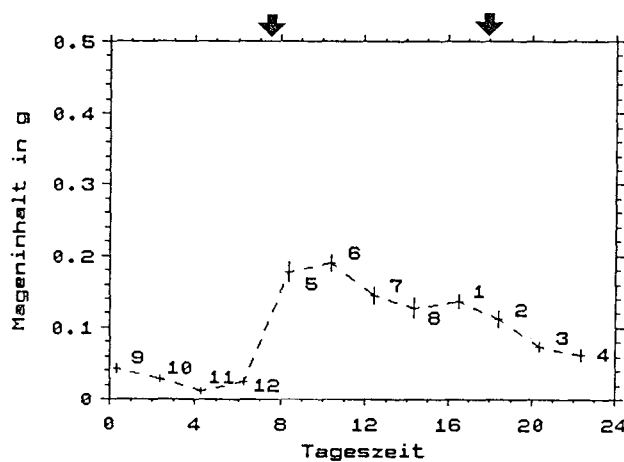
Abb. 54 Diurnaler Freßrhythmus von Heringen während einer 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Station 359). Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- a) Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ▼ ,
- b) Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- c) Verdauungsgrade für taxonomische Großgruppen, Auftreten frischer Nahrung ↓ ,
- d) Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier ↓ ,
- e) Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- f) Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.



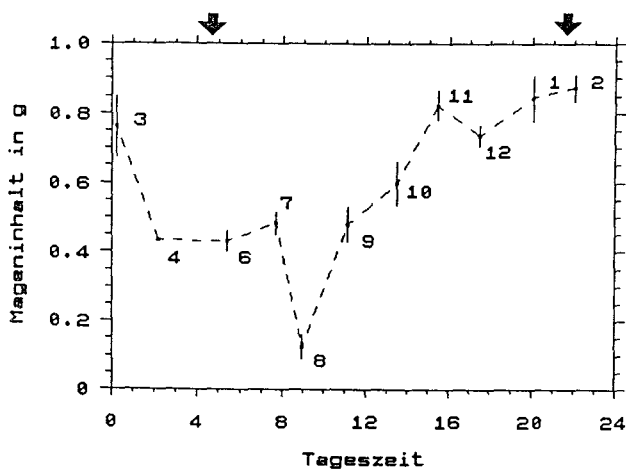
a)

Hol	Zeit	n	Länge	min	max	% leer
9	2.45	67	22.6	19	27	7.5
10	4.30	67	21.4	19	25	20.9
4	6.31	74	22.0	19	25	43.2
5	8.31	73	21.5	19	27	12.3
6	10.28	80	22.1	19	27	7.5
7	12.38	76	22.1	19	27	1.3
1	14.20	66	21.5	19	27	1.5
2	16.15	78	21.9	19	27	1.3
3	18.35	60	21.0	19	23	0.0



b)

Hol	Zeit	n	Länge	min	max	% leer
9	0.25	55	21.2	19	25	36.4
10	2.20	58	21.1	19	25	53.4
11	4.25	73	22.2	19	27	71.2
12	6.20	47	20.7	19	27	55.3
5	8.22	70	21.8	19	27	2.9
6	10.25	69	21.8	19	25	4.3
7	12.25	65	21.8	19	25	7.7
8	14.20	32	21.9	21	23	6.3
1	16.30	35	22.1	19	27	0.0
2	18.23	46	21.3	19	25	10.9
3	20.21	72	22.0	19	27	20.8
4	22.27	72	22.0	19	27	29.2



c)

Hol	Zeit	n	Länge	min	max	% leer
3	0.15	45	22.6	19	27	0.0
4	2.10	47	22.7	19	27	0.0
6	5.22	49	22.9	19	27	4.1
7	7.40	46	22.7	19	27	0.0
8	8.57	43	22.4	19	27	0.0
9	11.06	45	22.6	19	27	0.0
10	13.28	43	22.4	19	27	0.0
11	15.28	45	22.6	19	27	0.0
12	17.30	39	21.9	19	25	0.0
1	20.05	54	23.8	19	27	11.1
2	22.05	40	22.0	19	25	0.0

Abb. 55 Diurnaler Freßrhythmus von Heringen während 24-Std. Fischereien im Oktober 1988 (a: Stat. 31 und b: Stat. 32) und im Juli 1991 (c: Stat. 393). Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ▼,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen (unten rechts).

Der Abb. 56 sind die Ergebnisse der Mageninhaltsanalyse an Sprotten aus der 24-Std. Fischerei im April 1988 zu entnehmen. Hier konnte aus 2 von 3 Nachtfängen ausreichendes Probenmaterial zur weiteren Analyse gewonnen werden. Der mittlere Mageninhalt nahm vom frühen Morgen bis zum frühen Nachmittag von 0.03 auf 0.09 g zu. Anschließend fiel der Mageninhalt bis zum letzten erfolgreichen Nachthol auf einen minimalen Wert von 0.01 g ab. Die mittlere Anzahl an Fischeiern pro Magen folgte diesem Trend weitgehend. Minimale Anzahlen wurden während der Nacht und am frühen Morgen festgestellt (0.4-0.6 Eier pro Magen). Die mittleren Anzahlen an Fischlarven waren zu allen Tageszeiten gering. Der maximale Wert (0.2 Larven pro Magen) trat dabei in der ersten Nachthälfte auf. Der Anteil leerer Mägen lag zum Höhepunkt der Freßaktivität bei 2% und stieg im Laufe der Nacht auf ein Maximum von 62%. Der Anteil der unidentifizierten Nahrung zeigte einen ähnlichen Trend mit einem maximalen Wert von über 70% in der zweiten Nachthälfte und minimalen Anteilen von 32% am frühen Nachmittag. Hauptnahrung waren zu allen Tageszeiten Copepoden. Der mittlere Verdauungsgrad der Copepoden zeigte minimale Werte während des Tages. Nur zu diesen Fangzeiten konnten auch Mägen mit überwiegend frischen Copepoden und intakten Fischeiern identifiziert werden.

Der Rhythmus in der Nahrungsaufnahme von juvenilen Sprotten (< 12 cm) während der 24-Std. Fischerei im Mai 1988 ist in Abb. 57 dargestellt. Der mittlere Mageninhalt war in den Vormittags- und Mittagsstunden mit Werten von ca. 0.02 g am geringsten. Danach nahm der Mageninhalt bis zum späten Nachmittag zu (0.06 g). Zwar deutet sich in der Nacht ein Abfall des Mageninhaltes an, aber die Probennahmen vor und nach Sonnenaufgang erbrachten noch einen relativ hohen Mageninhalt (0.05 g). Die mittlere Anzahl an Fischeiern war im Hol nach Sonnenaufgang äußerst gering, stieg im Laufe des Vormittages an und erreichte um 15.15 Uhr ein Maximum (20 Eier pro Magen). Fischlarven konnten zu keinem Zeitpunkt in den Mägen festgestellt werden. Der Anteil leerer Mägen war zu allen Tageszeiten gering, mit maximalen Anteilen in der ersten Tageshälfte. Der Anteil unidentifizierbarer Nahrung war am frühen Vormittag mit 68% am höchsten und fiel bis zum späten Nachmittag auf einen Wert von 34% ab. Die Hauptnahrung bestand zu allen Tageszeiten aus Copepoden. Cladoceren waren mit höchsten Gewichtsanteilen vor und nach Sonnenaufgang vertreten (17-29%). Der hohe mittlere Verdauungsgrad an Copepoden und Cladoceren vor Sonnenaufgang weist auf eine Herkunft der Nahrung vom Abend des Vortages, während der deutlich geringere Verdauungsgrad und das Auftreten von Mägen mit überwiegend frischer Nahrung nach Sonnenaufgang einen Beginn der Nahrungsaufnahme anzeigt. Die Ergebnisse der Mageninhaltsanalysen von adulten Sprotten (≥ 12 cm) aus der gleichen 24-Std. Fischerei sind der Abb. 58 zu entnehmen. Geringe mittlere Mageninhalte (0.04-0.05 g) wurden in der zweiten Nachthälfte bis zum frühen Nachmittag festgestellt. Ausnahmen mit höheren Mageninhalten (0.09-0.11 g) traten im Hol nach Sonnenaufgang und um 9.15 Uhr auf. Im Verlauf des Nachmittages stieg der Mageninhalt bis zu einem Maximalwert von 0.19 g am frühen Abend an. Sehr geringe mittlere Anzahlen an Fischeiern wurden für die frühen Morgen- und Vormittagsstunden ermittelt. Erst anschließend stieg die Anzahl bis auf 58 Eier pro Magen um 15.15 Uhr an. Bemerkenswert ist, daß auch nach Sonnenuntergang in den ersten

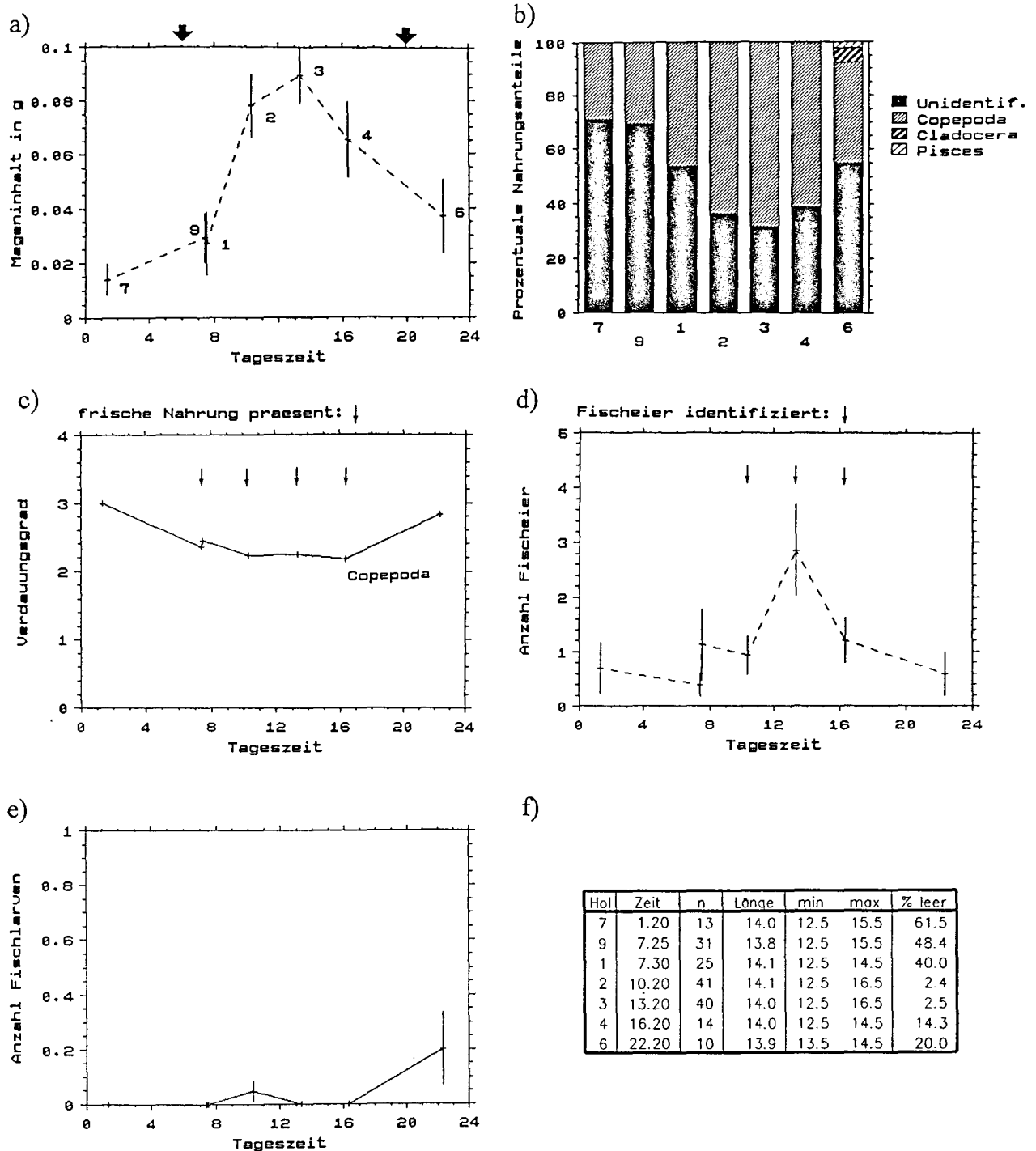


Abb. 56 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im April 1988.

Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- a) Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ▼ ,
- b) Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- c) Verdauungsgrade für taxonomische Großgruppe, Auftreten frischer Nahrung ↓ ,
- d) Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier ↓ ,
- e) Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- f) Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längensklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

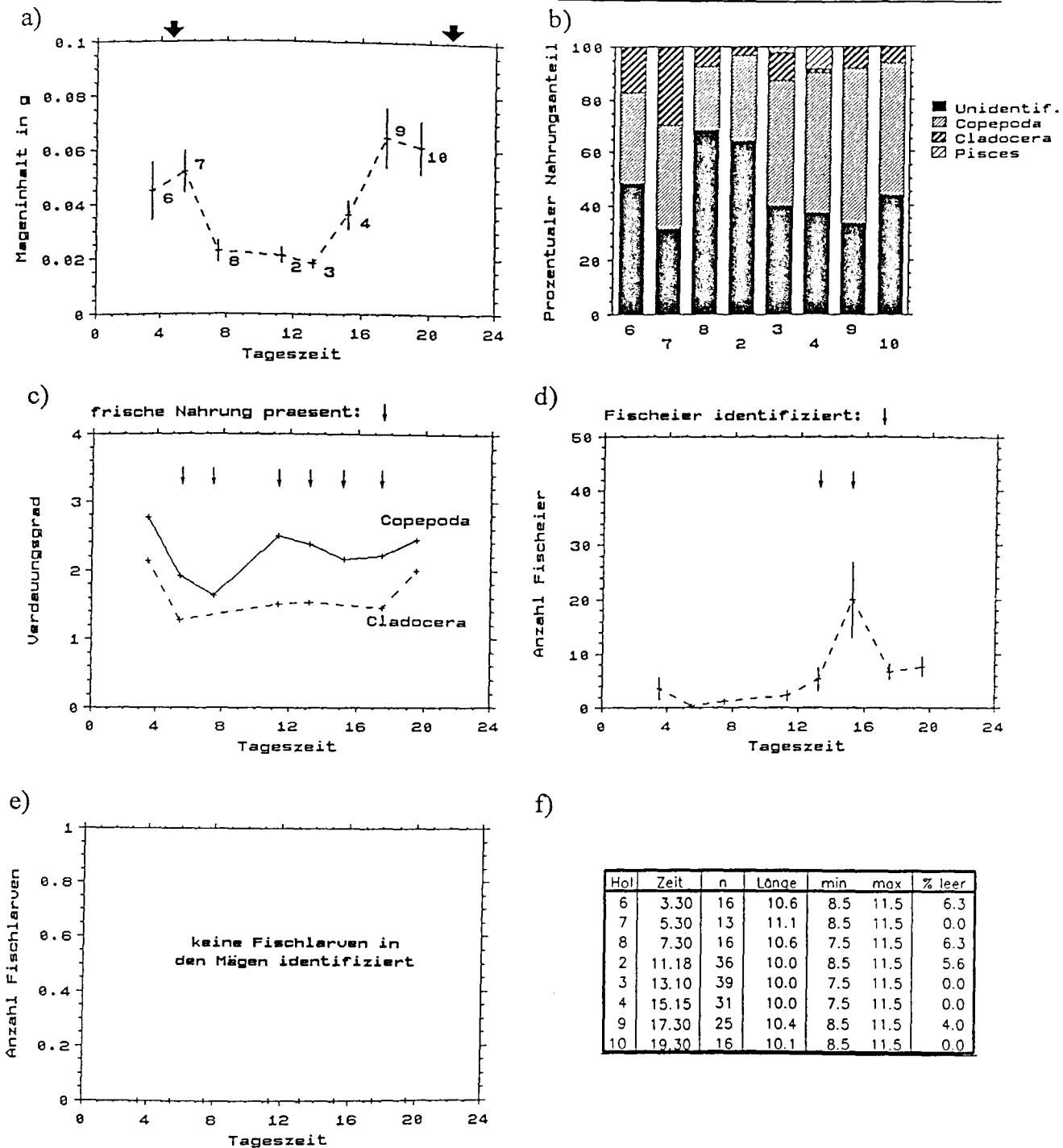


Abb. 57 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im Mai 1988 (Individuen < 12 cm). Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ▼,
- Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- Verdaunungsgrade für taxonomische Großgruppen, Auftreten frischer Nahrung ↓,
- Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier ↓,
- Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

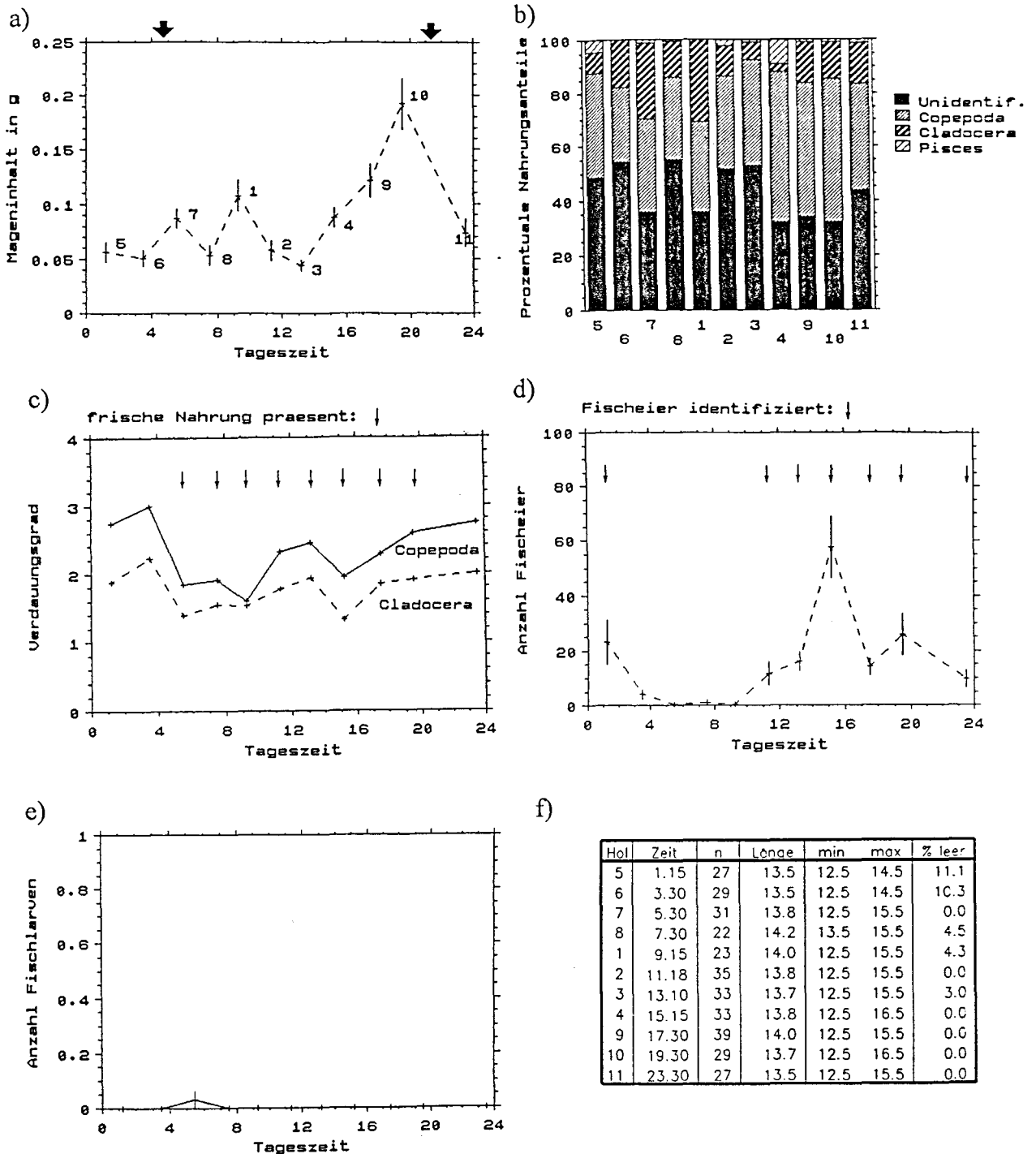


Abb. 58 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im Mai 1988 (Individuen ≥ 12 cm). Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ∇ ,
- Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- Verdaunungsgrade für taxonomische Großgruppen, Auftreten frischer Nahrung \downarrow ,
- Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier \downarrow ,
- Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längensklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

beiden Nachthols noch intakte Fischeier auftraten. Fischlarven konnten in sehr geringen Anzahlen lediglich im ersten Hol nach Sonnenaufgang identifiziert werden. Der Anteil der Mägen ohne Nahrung lag in der zweiten Nachthälfte (10-11%) deutlich über den Anteilen nach Sonnenaufgang (0-4%). Wichtigste Beutetiere waren, wie bei den juvenilen Sprotten, Copepoden. Allerdings wurden auch hohe Anteile an Cladoceren von 30% nach Sonnenaufgang und während des Vormittages festgestellt. Der Beginn der Nahrungsaufnahme nach Sonnenaufgang wird aus dem Verlauf der mittleren Verdauungsgrade von Copepoden und Cladoceren bestätigt. Nach einem intermediären Anstieg der Verdauungsgrade bis zur Tagesmitte zeigte sich nachmittags ein erneuter Abfall. Im Laufe des frühen Abends und der Nacht nahmen die Verdauungsgrade wieder zu. Mägen mit frischer Nahrung konnten zu allen Tageszeiten zwischen Sonnenauf- und -untergang nachgewiesen werden. Dabei enthielten diese ab dem späten Nachmittag größere Mengen kaum verdauter Cladoceren, aber keine frisch gefressenen Copepoden.

Die Ergebnisse einer Mageninhaltsanalyse an adulten Sprotten (≥ 12 cm) aus einer 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 359) sind in Abb. 59 dargestellt. Minimale mittlere Mageninhalte (0.04-0.06 g) wurden in den Magenproben aus den beiden Hols vor Sonnenaufgang festgestellt. Maximale Werte (0.15-0.16 g) wurden für den frühen Nachmittag ermittelt, wobei nach einem Abfall des Mageninhaltes im Laufe der folgenden Stunden ein erneuter leichter Anstieg bis kurz vor Mitternacht folgte. Die mittleren Anzahlen an Fischeiern waren während der Nacht gering (< 0.1 Eier pro Magen) und stiegen im Laufe des Vormittages (14-15 Eier pro Magen) bis zum späten Nachmittag und frühen Abend auf 25-32 Eier pro Magen an. Fischlarven waren zu allen Tageszeiten, wenn auch in geringen Anzahlen, in den Mägen vertreten, wobei maximale Werte mit 0.4 Larven pro Magen am Vormittag beobachtet wurden. Die Anteile leerer Mägen waren mit 9% gegen Mitternacht und 23% in der zweiten Nachthälfte deutlich höher als in Proben aus anderen Tageszeiten (0-3%). Copepoden waren zu allen Tageszeiten die bevorzugte Nahrung, auch wenn der Anteil an Cladoceren in den Abend- und frühen Nachtstunden auf Werte über 20% anstieg. Der mittlere Verdauungsgrad an Copepoden und Cladoceren war kurz vor Sonnenaufgang und in den frühen Morgenstunden am geringsten und nachts am höchsten. Dabei lagen die Verdauungsgrade von Cladoceren in der ersten Nachthälfte unter denen der Copepoden. Mägen mit überwiegend frisch aufgenommenen Copepoden traten kurz vor Sonnenaufgang und in den frühen Morgen- und Vormittagsstunden in Erscheinung. Mägen mit frisch gefressenen Cladoceren wurden dagegen am frühen Morgen, nachmittags und in der Abenddämmerung festgestellt.

Die Ergebnisse der zweiten 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 393) sind in Abb. 60 dargestellt. Der mittlere Mageninhalt der adulten Sprotten ist, verglichen mit der ersten 24-Std. Fischerei, deutlich höher und der diurnale Rhythmus in der Nahrungsaufnahme weitaus ausgeprägter. Der niedrigste mittlere Mageninhalt (0.08 g) wurde im ersten Hol nach Sonnenaufgang festgestellt. Danach stieg der Mageninhalt bis zum Abend an (0.36 g), um nach Sonnenuntergang bis zum frühen Morgen wieder abzunehmen. Die mittlere Anzahl an Fischeiern war vor Sonnenaufgang äußerst gering, nahm bis zum späten Vormittag auf 19 Eier pro Magen zu und schwankte bis zum frühen Abend

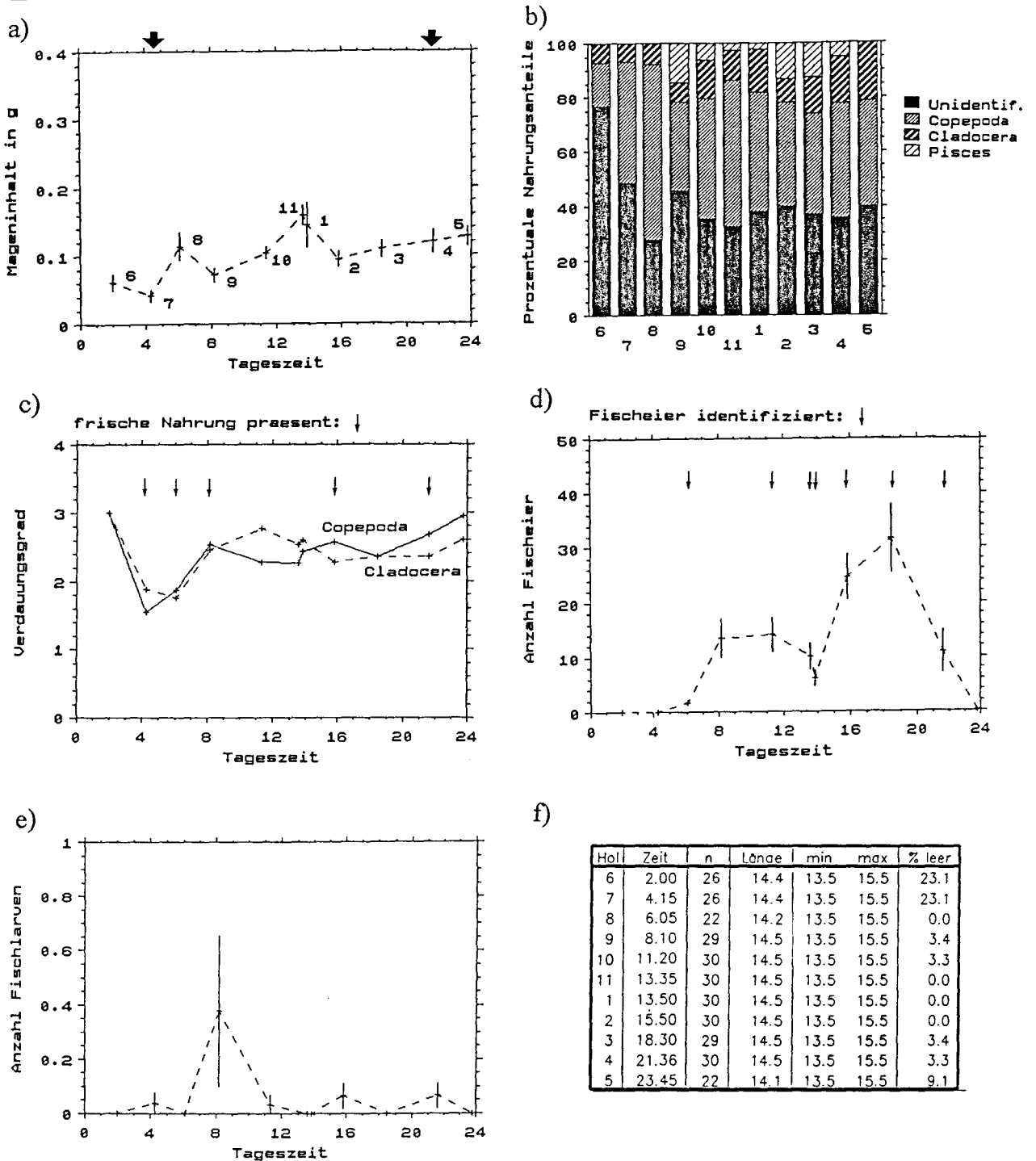


Abb. 59 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 359). Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ∇ ,
- Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- Verdauungsgrade für taxonomische Großgruppen, Auftreten frischer Nahrung \downarrow ,
- Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier \downarrow ,
- Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

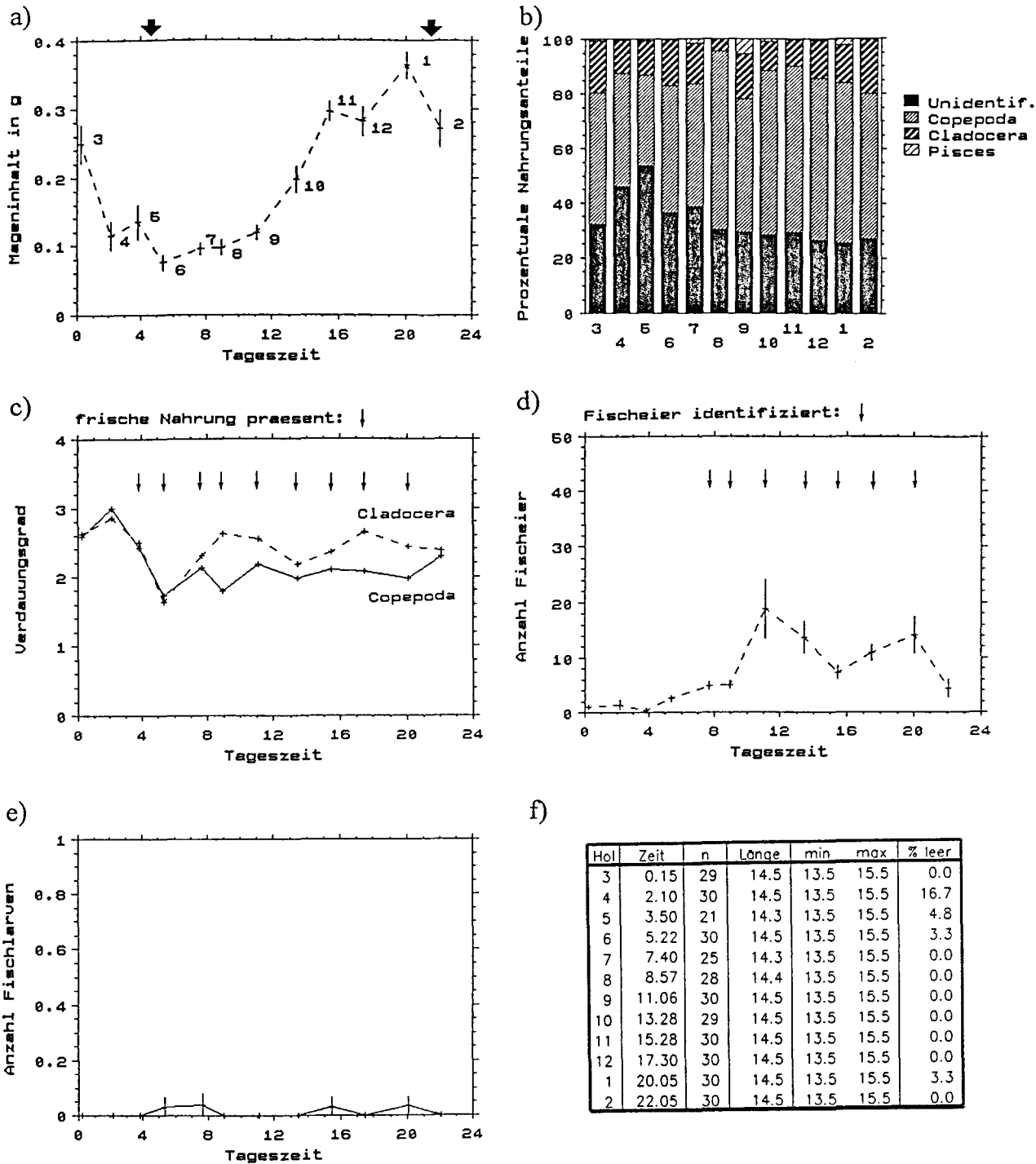


Abb. 60 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 393). Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- a) Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ∇ ,
- b) Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- c) Verdaunungsgrade für taxonomische Großgruppen, Auftreten frischer Nahrung \downarrow ,
- d) Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier \downarrow ,
- e) Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- f) Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längensklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

zwischen 7 und 14 Eiern pro Magen. Fischlarven traten in geringen Anzahlen in vier Tagesfängen auf. Der Anteil leerer Mägen war, wie der Anteil an unidentifizierter Nahrung, in beiden Probennahmen vor Sonnenaufgang deutlich höher als zu anderen Tageszeiten. Copepoden waren erneut das bevorzugte Nahrungstier, aber auch Cladoceren waren zu allen Tageszeiten mit 5-22% Gewichtsanteilen vertreten. Minimale Verdauungsgrade von Copepoden und Cladoceren wurden nach Sonnenaufgang und maximale Werte in der zweiten Nachthälfte festgestellt. Allerdings traten schon vor Sonnenaufgang Mägen mit überwiegend frischer Nahrung auf. Intakte Fischeier traten vom frühen Vormittag bis vor Sonnenuntergang auf.

Der Rhythmus der Nahrungsaufnahme von juvenilen Sprotten (< 12 cm) ist aus den Ergebnissen der 24-Std. Fischerei im April 1992 zu ersehen (Abb. 61). Unabhängig von der Tageszeit waren die mittleren Mageninhalte mit maximalen Werten von 0.012 g gering, wobei der minimale Mageninhalt nach Sonnenaufgang auftrat. Im Laufe des Tages nahm der Mageninhalt bis zum frühen Abend zu. Fischeier bildeten mit 60-86% der Gewichtsanteile eindeutig die Hauptnahrung der Sprotten. Die mittlere Anzahl an Fischeiern folgte daher dem Trend im Mageninhalt und erreichte maximale Anzahlen vor Sonnenuntergang (79 Eier pro Magen). Im Gegensatz zu Fischeiern traten Fischlarven in den Mägen der juvenilen Sprotten nicht auf. Neben Fischeiern waren in der zweiten Tageshälfte lediglich noch Copepoden in der Nahrung in größerem Umfang vertreten. Der Anteil leerer Mägen zeigte mit 8-20% ein Minimum während des Nachmittages und frühen Abends und maximale Anteile von 77-89% am Ende der Nacht und am frühen Morgen. Mit Ausnahme des Hols vor Sonnenaufgang konnten zu allen Tageszeiten intakte Fischeier in den Mägen identifiziert werden, während Mägen mit überwiegend frisch gefressenen Copepoden nicht auftraten.

Die Ergebnisse der 24-Std. Fischerei für adulte Sprotten (≥ 12 cm) sind in Abb. 62 dargestellt. Der mittlere Mageninhalt war mit Werten von < 0.01 g am frühen Morgen und Vormittag am niedrigsten. Danach erfolgte ein Anstieg bis zum frühen Abend (0.04 g) und ein Abfall im Laufe der Nacht. Wie bei den juvenilen Sprotten bestand die Nahrung überwiegend aus Fischeiern (37-85% der Gewichtsanteile). Maximale mittlere Anzahlen wurden in den Hols vor und nach Sonnenuntergang festgestellt (187-200 Eiern pro Magen). Am frühen Morgen und Vormittag lagen die entsprechenden Werte bei 11-25 Eiern pro Magen. Fischlarven wurden in geringen Anzahlen in der zweiten Nachthälfte und nachmittags identifiziert. Der Anteil leerer Mägen zeigte, entsprechend dem Tagesgang im Mageninhalt, ein Minimum am Nachmittag und Abend (0-14%) und ein Maximum am Morgen (62-81%). Neben den Fischeiern traten Copepoden in den Mägen zu allen Tageszeiten auf, während geringe Gewichtsanteile an Cladoceren nur in Mageninhalten aus nächtlichen Probennahmen zu finden waren. Dies zeigte eine begrenzte Nahrungsaufnahme an Cladoceren nach Sonnenuntergang, was auch im Mai 1988 und Juli 1991 beobachtet wurde. Der Verdauungsgrad der Copepoden war während der zweiten Nachthälfte am höchsten und vormittags am geringsten. Mägen mit überwiegend frischen Copepoden traten schon vor Sonnenaufgang auf, was auch die Abnahme im mittleren Verdauungsgrad gegenüber den vorherigen Nachthols erklärt.

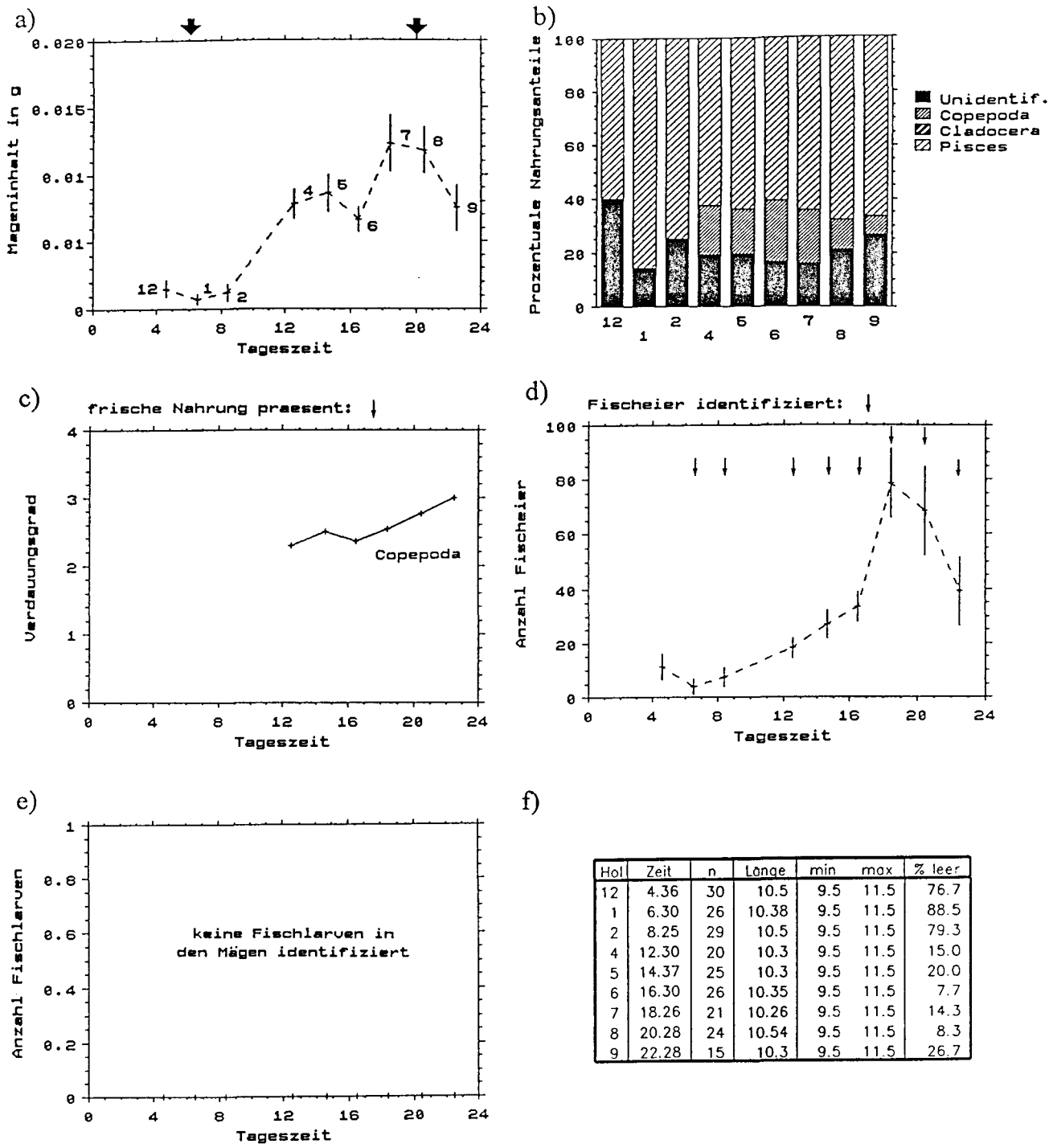


Abb. 61 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im April 1992 (Individuen < 12 cm), dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- a) Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ▼ ,
- b) Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- c) Verdauungsgrade für taxonomische Großgruppe, Auftreten frischer Nahrung ↓ ,
- d) Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier ↓ ,
- e) Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- f) Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

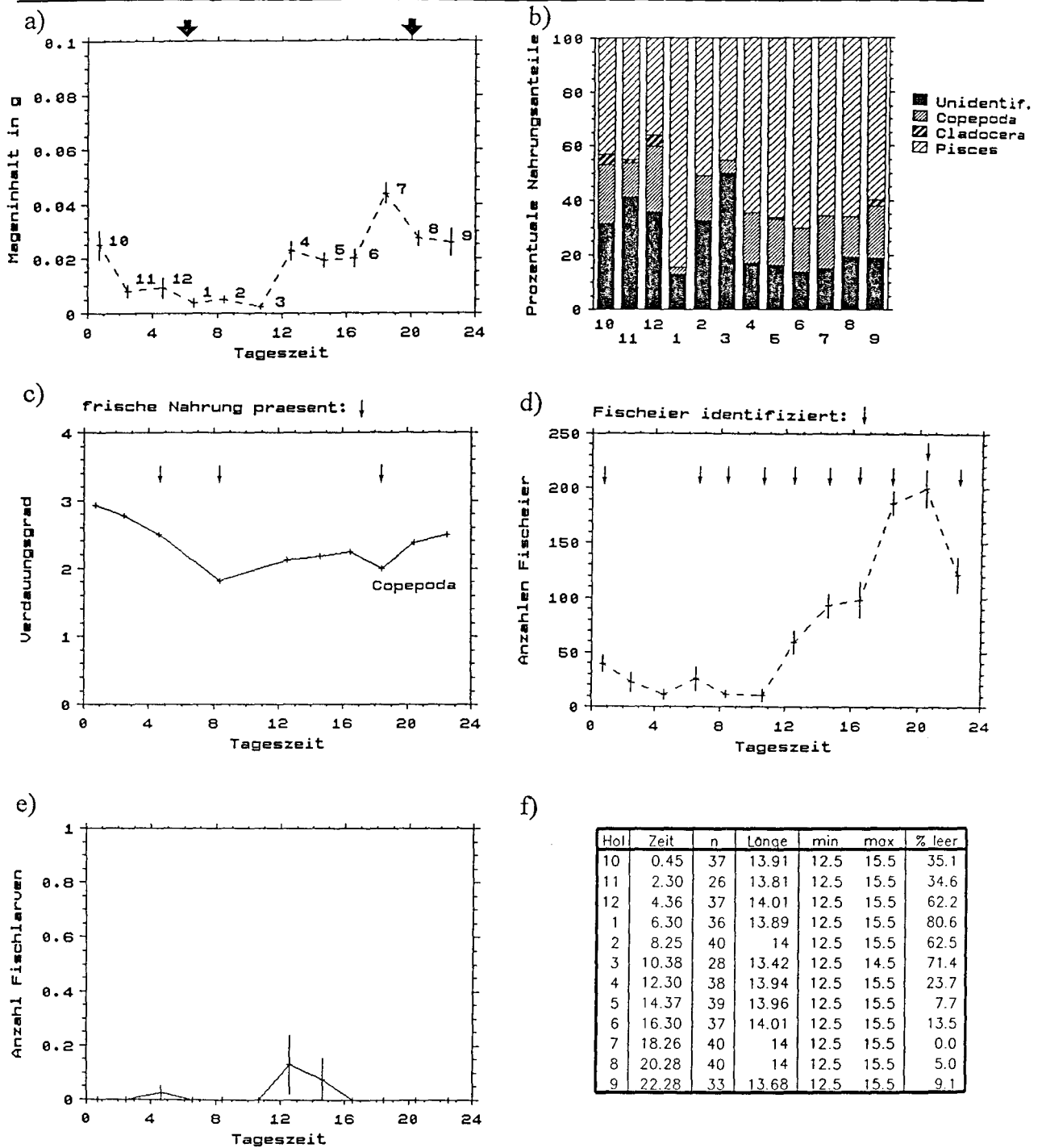


Abb. 62 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im April 1992 (Individuen ≥ 12 cm). Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ∇ ,
- Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- Verdaunungsgrade für taxonomische Großgruppe, Auftreten frischer Nahrung \downarrow ,
- Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier \downarrow ,
- Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

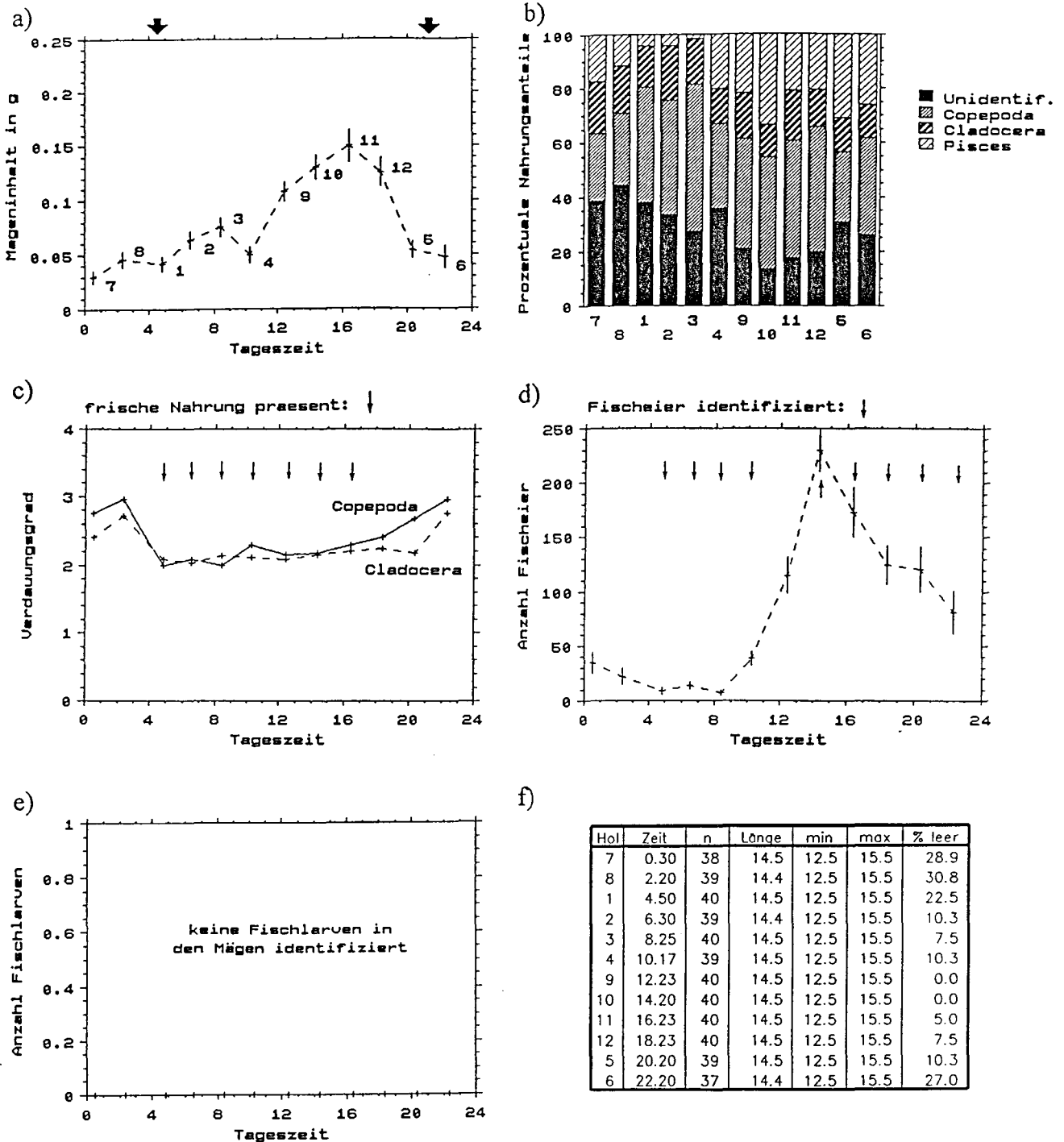


Abb. 63 Diurnaler Freßrhythmus von Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im Mai 1992. Dargestellt sind die Tagesverläufe der Mittelwerte folgender Daten:

- Mageninhalt (g) mit Standardfehler, Sonnenaufgang und Sonnenuntergang ∇ ,
- Zusammensetzung der Nahrung nach taxonomischen Großgruppen in Gewicht,
- Verdaunungsgrade für taxonomische Großgruppen, Auftreten frischer Nahrung \downarrow ,
- Anzahl Fischeiern mit Standardfehler, Auftreten intakter Eier \downarrow ,
- Anzahl Fischlarven mit Standardfehler,
- Fangzeit und Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge der Fische (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längenklasse (Klassenmitte), Anteil leerer Mägen.

Die Ergebnisse einer im Mai 1992 durchgeführten 24-Std. Fischerei sind der Abb. 63 zu entnehmen. Der mittlere Mageninhalt der adulten Sprotten nahm vom Sonnenaufgang bis zum späteren Nachmittag von 0.04 auf 0.15 g zu und während des Abends und der Nacht auf das Ausgangsniveau ab. Der mittlere Mageninhalt an Fischeiern war nach Sonnenaufgang und am frühen Morgen am geringsten (7-14 Eier pro Magen) und erreichte einen Maximalwert am frühen Nachmittag (230 Eier pro Magen). Im Laufe des späteren Nachmittages und vor allem nach Sonnenuntergang folgte dann ein Abfall. Fischlarven wurden zu keiner Tageszeit in den Mägen identifiziert. Der Anteil leerer Mägen war in den drei Nachtproben mit 27-31% am höchsten und reduzierte sich nach Sonnenaufgang auf 0% am frühen Nachmittag. Eine ähnliche Tendenz zeigte sich für die Gewichtsanteile an unidentifizierter Nahrung. Die wichtigste Nahrung bildeten zu allen Tageszeiten Copepoden (26-55% Gewichtsanteile). Fischeier und Cladoceren waren unabhängig von der Tageszeit in geringeren Mengen präsent. Der mittlere Verdauungsgrad von Copepoden und Cladoceren zeigte einen einheitlichen Anstieg vom frühen Morgen bis in die Nacht mit maximalen Werten während der drei Nachthols. Nur vor Sonnenuntergang zeigten sich Unterschiede in den Verdauungsgraden, mit deutlich geringeren Werten für Cladoceren. Mägen mit überwiegend frischer Nahrung an Copepoden und Cladoceren wurden nach Sonnenaufgang bis zum späten Nachmittag festgestellt, während intakte Fischeier noch bis nach Sonnenuntergang auftraten.

5.3.2 Dauer der täglichen Freßperiode

Aus den durchgeführten 24-Std. Fischereien läßt sich ein klarer diurnaler Rhythmus in der Nahrungsaufnahme von Hering und Sprott identifizieren. Sowohl die mittleren Mageninhalte in Gewichtseinheiten, als auch die mittleren Anzahlen an Fischeiern, zeigten eine deutliche Tendenz der Zunahme der Freßintensität nach Sonnenaufgang mit maximalen Werten am frühen Nachmittag bis zum Abend. Nach Sonnenuntergang nahm der Mageninhalt in der Regel bis zum frühen Morgen ab, der Anteil leerer Mägen und der Gewichtsanteil an unidentifizierter Nahrung zu. Die mittleren Verdauungsgrade der Hauptnahrungstaxa waren während der frühen Morgen- und Vormittagsstunden am niedrigsten und während der zweiten Nachthälfte am höchsten. Eine Ausnahme bildete hierbei lediglich der Juli 1991. Auch nach Sonnenuntergang wurden von Herings und Sprotten noch Cladoceren aufgenommen. In diesen Fällen waren die mittleren Verdauungsgrade der Cladoceren in der ersten Nachthälfte noch niedrig und einzelne Mägen enthielten einen überwiegend frisch gefressenen Cladocerenanteil. Generell wurden Cladoceren von beiden Räuberarten zu Beginn und am Ende der täglichen Freßperiode bevorzugt aufgenommen. Im Gegensatz dazu traten Mägen mit überwiegend unverdauten Copepoden lediglich während des Tages auf. Bis zur Art identifizierbare Fischeier konnten in der Regel nur zwischen Sonnenauf- und -untergang festgestellt werden. Ausnahmen waren das Auftreten von intakten Fischeiern während der ersten Nachthälfte in Heringsmägen im Juli 1991 und in Sprottmägen im Mai 1988 und 1992 sowie April 1992.

Aus der weitgehenden Einstellung der Nahrungsaufnahme zum Sonnenuntergang, vor oder während der Vertikalwanderung in die obere Wassersäule, und dem Beginn der Freßaktivität zum Sonnenaufgang, während oder nach erfolgter Rückwanderung in das Zwischen- und Bodenwasser, kann die tägliche Freßperiode im Untersuchungszeitraum als Dauer der Tageslichtperiode beschrieben werden (Tab. 51).

Tab. 51 Dauer der Freßperiode von Hering und Sprott: Stunden mit Tageslicht für die zur Berechnung von Tagesrationen berücksichtigten Probennahmeterminen (Monatsmitteln).

Monat	Sonnen- aufgang (Ortszeit)	Sonnen- untergang (Ortszeit)	Dauer der Freßperiode (Std. und min.)
März	7.12	19.06	11.54
April	5.56	20.05	14.09
Mai	4.52	21.02	16.10
Juni	4.21	21.40	17.19
Juli	4.40	21.32	16.52
August	5.31	20.37	15.06
Oktober	7.29	18.02	10.33

Somit wurde die Stundenzahl zwischen Sonnenauf- und Sonnenuntergang für jeden Probennahmetermin als Dauer der täglichen Freßperiode bestimmt. Auf eine Einbeziehung der Dämmerungsphase vor Sonnenauf- und nach Sonnenuntergang wurde verzichtet, obwohl neben dem Juli 1991 auch im April 1992 für Sprotten eine begrenzte Nahrungsaufnahme in diesen Dämmerungsphasen beobachtet wurde.

5.3.3 Mittlerer Mageninhalt zu Beginn und Ende der Freßperiode

Die Abb. 64-67 geben eine Zusammenfassung der Ergebnisse aus den durchgeführten 24-Std. Fischereien. Dargestellt sind die prozentualen Abweichungen des Mageninhaltes zu unterschiedlichen Tageszeiten vom jeweiligen mittleren Mageninhalt während der entsprechenden Freßperioden. Dabei werden die Abweichungen vom mittleren Mageninhalt in Gewichtseinheiten und Fischeianzahlen in Abhängigkeit von der verstrichenen Zeitdauer nach Sonnenauf- und Sonnenuntergang, also dem Beginn und Ende der Freßperiode, dargestellt.

Beim Hering lagen die mittleren Gesamt-Mageninhalte in den ersten 4 Std. nach Sonnenaufgang mit 24-83% negativer Abweichung deutlich unter den zugehörigen Mittelwerten für die Freßperiode (Abb. 64). Lediglich während der zweiten 24-Std. Fischerei im Oktober 1988 (Stat. 32) konnten bereits in den ersten 4 Std. über dem Mittel liegende Mageninhalte festgestellt werden. Im Zeitraum von 4-6 Std. nach Sonnenaufgang verringerten sich die negativen Abweichungen auf < 15%. Eine Ausnahme bildete hierbei die zweite 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 393) mit einer hohen negativen Abweichung von 78%. Im Zeitraum von 6-14 Std. nach Beginn der Freßperiode reduzierte sich sowohl die Anzahl als auch die Höhe der negativen Abweichungen. In 11 von 21 Fällen lag der Mageninhalt mehr als 20% über dem entsprechenden Mittelwert.

Für die Zeit nach Sonnenuntergang (Abb. 64) zeigten sich positive Abweichungen vom mittleren Mageninhalt über die Freßperiode lediglich in den ersten 6 Stunden. Danach traten ausschließlich zunehmende negative Abweichungen auf.

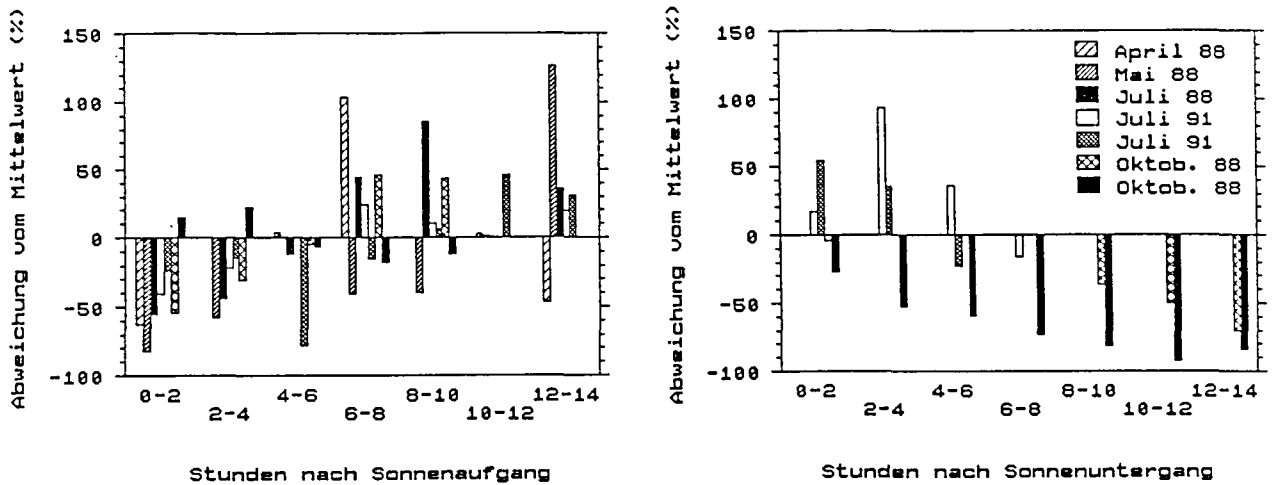


Abb. 64 Diurnaler Rhythmus in der Nahrungsaufnahme des Herings: zeitlicher Verlauf des mittleren Mageninhaltes in Gewichtseinheiten nach Sonnenauf- und Sonnenuntergang während der durchgeführten 24-Std. Fischereien als prozentuale Abweichungen von den mittleren Mageninhalten der jeweiligen Freßperioden.

Der zeitliche Verlauf der mittleren Anzahlen an Fischeiern in Heringsmägen zeigte mit 61-100% die maximalen negativen Abweichungen in den ersten beiden Stunden der Freßperiode (Abb. 65). Während auch nach 2-4 Std. alle Werte noch negativ waren, traten im Zeitraum von 4-8 Std. bereits 50% positive Abweichungen auf. Im Zeitraum von 8-14 Std. nach Sonnenaufgang lagen von 8 Mageninhalten insgesamt 7 Werte > 20% über den entsprechenden Mittelwerten.

Für den zeitlichen Verlauf der mittleren Mageninhalte an Fischeiern nach Sonnenuntergang ergaben sich im Rahmen der vollständig analysierten 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 359) nur negative Abweichungen vom Mittelwert.

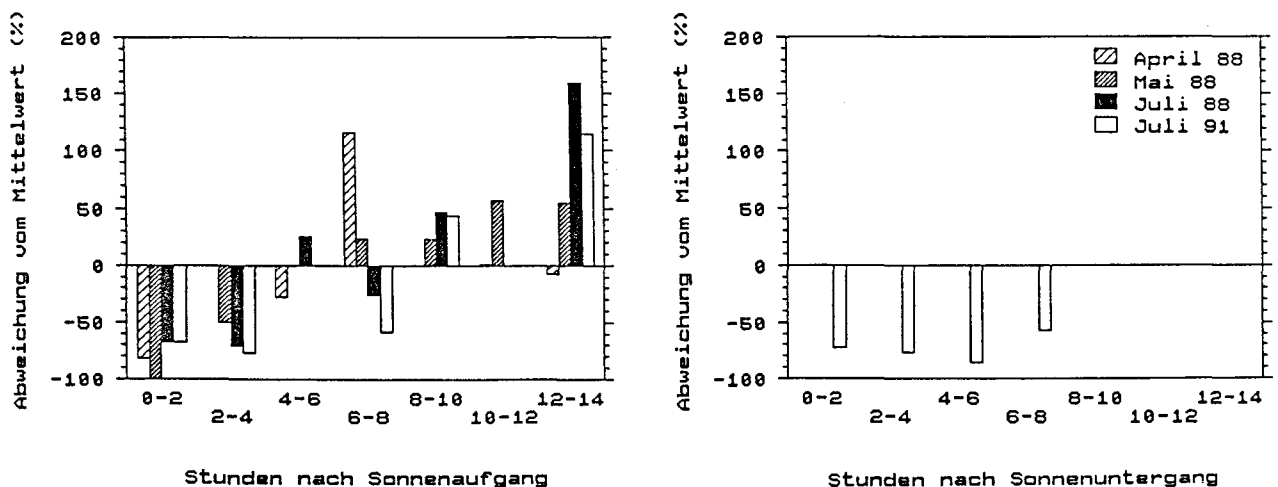


Abb. 65 Diurnaler Rhythmus in der Nahrungsaufnahme des Herings: zeitlicher Verlauf der mittleren Anzahlen an Fischeiern nach Sonnenauf- und Sonnenuntergang während der durchgeführten 24-Std. Fischereien als prozentuale Abweichungen von den mittleren Mageninhalten der jeweiligen Freßperioden.

Die mittleren Gesamt-Mageninhalte von Sprotten im zeitlichen Verlauf der 24-Std. Fischereien sind der Abb. 66 zu entnehmen. In den ersten 6 Std. der Freßperiode lagen 13 von 15 Mageninhalten 15-77% unter den Mittelwerten. Während im Zeitraum von 6-8 Std. jeweils drei positive und negative Abweichungen vom Mittelwert auftraten, dominierten in den folgenden 6 Std. eindeutig die positiven Abweichungen (13 von 16 Werte).

Nach Sonnenuntergang zeigte der Verlauf des mittleren Mageninhaltes positive Abweichungen vom Mittelwert nur in den ersten 6 Stunden. Dabei war die 24-Std. Fischerei im April 1992 mit hohen positiven Abweichungen von 49-63% eine Ausnahmesituation (Abb. 66).

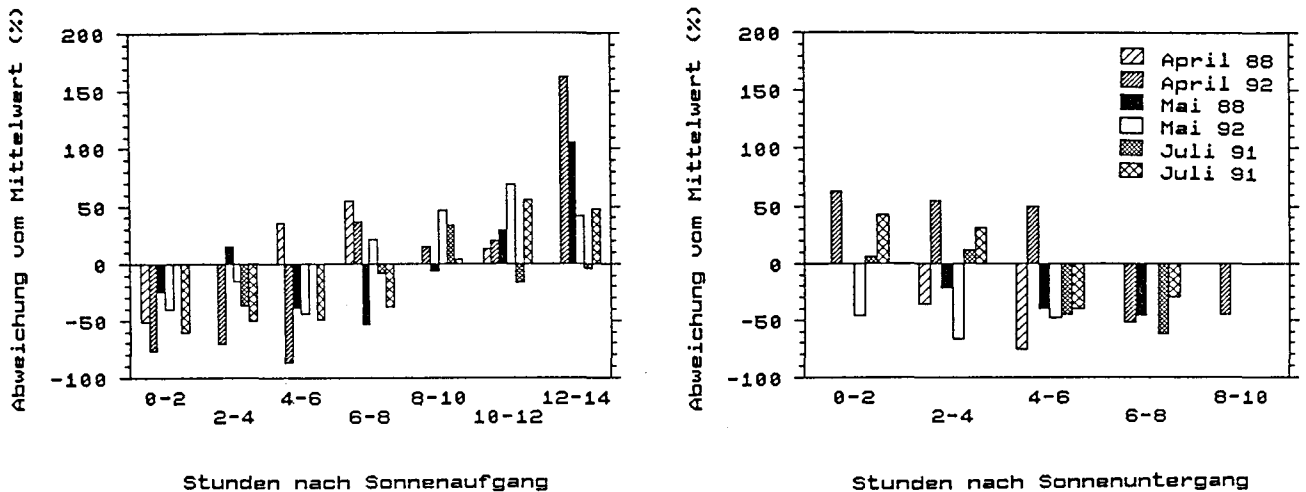


Abb. 66 Diurnaler Rhythmus in der Nahrungsaufnahme der Sprotte: zeitlicher Verlauf des mittleren Mageninhaltes in Gewichtseinheiten nach Sonnenauf- und Sonnenuntergang während der durchgeführten 24-Std. Fischereien als prozentuale Abweichungen von den mittleren Mageninhalten der jeweiligen Freßperioden.

Aus Abb. 67, die den Tagesverlauf der mittleren Anzahlen an Fischeiern in den Mägen von Sprotten zeigt, ist der Start der Freßperiode nach Sonnenaufgang noch klarer zu identifizieren als aus dem Verlauf der Mageninhalte in Gewichtseinheiten. In den ersten 2 Std. nach Sonnenaufgang waren alle Werte mit 42-95% negativer Abweichung geringer als der entsprechende Mittelwert während der Freßperiode. Auch im Zeitraum von 2-6 Std. nach Sonnenaufgang wurden lediglich negative Abweichungen von 7-98% festgestellt. Ab 6 Std. nach Sonnenaufgang traten mit 16 von 22 Werten überwiegend positive Abweichungen auf.

Entsprechend der Abnahme im mittleren Mageninhalt in g wurden positive Abweichungen vom Mittelwert nach Sonnenuntergang lediglich in den ersten 6 Std. ermittelt (Abb. 67). Insgesamt lagen in 3 von 15 Fällen die Anzahlen an Fischeiern über den Mittelwerten, wobei wiederum die 24-Std. Fischerei im April 1992 die höchsten positiven Abweichungen mit 75-189% aufwies.

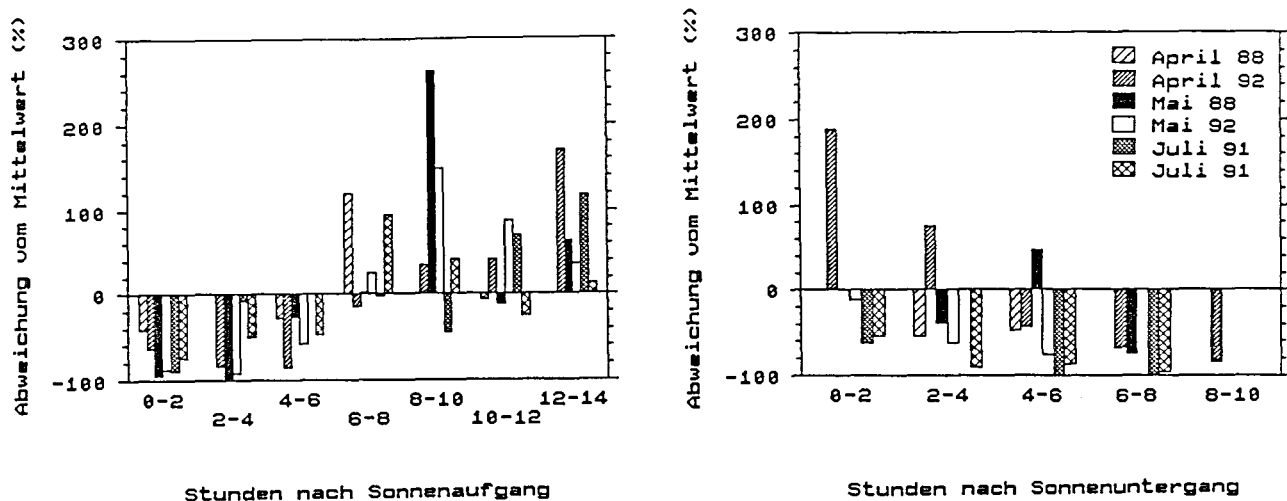


Abb. 67 Diurnaler Rhythmus in der Nahrungsaufnahme der Sprotte: zeitlicher Verlauf der mittleren Anzahlen an Fischeiern nach Sonnenauf- und Sonnenuntergang während der durchgeführten 24-Std. Fischereien als prozentuale Abweichungen vom mittleren Mageninhalt der jeweiligen Freßperiode.

Zur Festsetzung des mittleren Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und der Anzahlen an Fischeiern zu Beginn und am Ende der Freßperiode wurden die in Abb. 64-67 dargestellten Abweichungen vom Mittelwert im Zeitraum von 2 Std. vor und nach Sonnenauf- bzw. Sonnenuntergang arithmetisch gemittelt (Tab. 52).

Für den Beginn der Nahrungsaufnahme bei Sonnenaufgang wurden mittlere negative Abweichungen von 52 bzw. 43% für die Mageninhaltsgewichte von Heringen und Sprotten bestimmt. Die entsprechenden Werte für die Anzahlen an Fischeiern lagen bei 82 bzw. 79% negativer Abweichung. Dies bedeutet, daß Heringe und Sprotten zu Beginn der täglichen Nahrungsaufnahme im Mittel einen Gesamt-Mageninhalt aufwiesen, der 48 bzw. 57% des Mittelwertes über die Freßperiode betrug. Die Anzahl an Fischeiern erreichte lediglich 18 und 21% der Tagesmittelwerte. Ausgehend von diesen Werten wurde der mittlere Mageninhalt in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern zu Beginn der Freßperiode mit 50 und 20% des jeweiligen Mittelwertes für jeden Probennahmetermin festgesetzt.

Tab. 52 Mageninhalt zu Beginn und Ende der Freßperiode: mittlere prozentuale Abweichung (im Zeitraum 2 Std. vor und nach Sonnenauf- bzw. Sonnenuntergang) vom jeweiligen Mittelwert der Mageninhalte (in Gewichtseinheiten und Fischeianzahlen) im Verlauf der Freßperioden in den unterschiedlichen 24-Std. Fischereien.

Fischart	Differenz zum mittleren Mageninhalt (%)			
	Beginn der Freßperiode		Ende der Freßperiode	
	Gesamtgewicht	Fischeianzahlen	Gesamtgewicht	Fischeianzahlen
Hering	-52	-82	10	-41
Sprott	-43	-79	44	34

Für das Ende der Freßperiode ergaben sich für Hering und Sprott mittlere positive Abweichungen von 10 bzw. 44% für den Mageninhalt in Gewichtseinheiten. Für Magen-inhalte an Fischeiern wurden beim Hering negative Abweichungen von 41% und beim Sprott positive Abweichungen von 34% festgestellt. Entsprechend wurde der mittlere Gesamt-Mageninhalt am Ende der Freßperiode für den Hering mit 110 und für den Sprott mit 140% festgesetzt. Für Fischeier in Anzahlen wurden 60 bzw. 130% der Tagesmittel verwendet.

5.3.4 Intensität der Nahrungsaufnahme

Als Maß für die Intensität der Nahrungsaufnahme im Verlauf der Freßperiode sind in den Abb. 68 und 69 die Zu- und Abnahmeraten des mittleren Mageninhaltes und der mittleren Anzahlen an Fischeiern in Relation zum entsprechenden maximalen Mageninhalt während der durchgeführten 24-Std. Fischereien dargestellt.

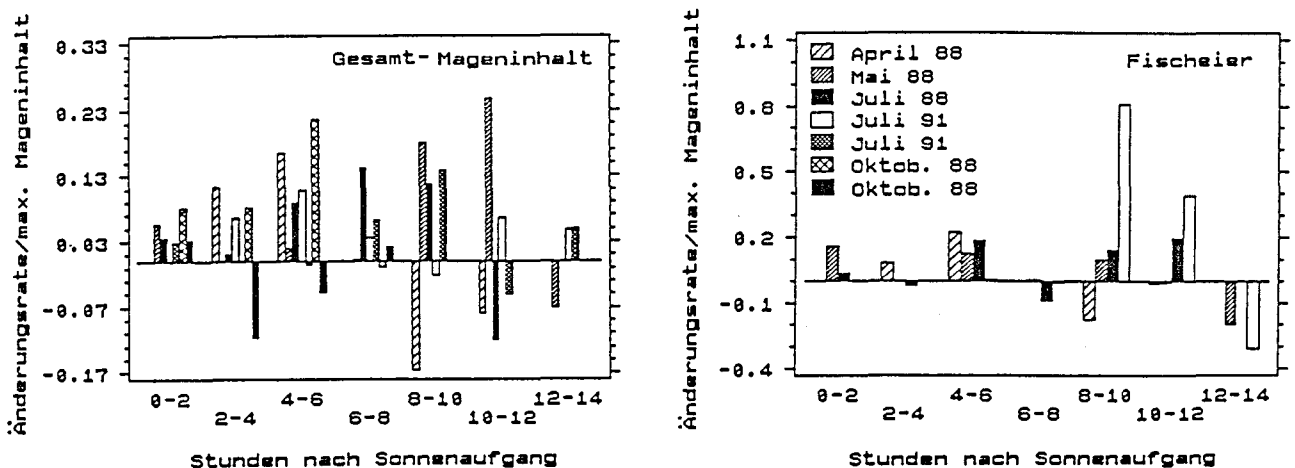


Abb. 68 Intensität der Nahrungsaufnahme des Herings im zeitlichen Verlauf der Freßperiode: Änderungs-raten der Magen-inhalte (g/Std. und Fischeier/Std.) in Relation zu den entsprechenden maximalen mittleren Magen-inhalten während der Freßperioden.

Der Quotient aus Änderungsrate des mittleren Mageninhaltes in g pro Std. und dem maximalen Mageninhalt war für den Hering in den ersten 8 Std. nach Sonnenaufgang überwiegend positiv (Abb. 68). Eine Ausnahme bildete die zweite 24-Std. Fischerei aus dem Oktober 1988 (Stat. 32) mit relativ hohen Abnahmeraten in den ersten 6 Stunden. Insgesamt waren von 23 bestimmten Raten nur 4 negativ, während im nachfolgenden Zeitraum von 8-14 Std. insgesamt 6 von 13 Raten negativ ausfielen. Die Intensität der Nahrungsaufnahme schwankte demnach in der zweiten Hälfte der Freßperiode deutlich stärker als zu Beginn. Weiterhin wurde in den ersten 6 Std. ein Trend von ansteigenden relativen Zunahmeraten bestimmt. Die mittleren Nahrungsaufnahmeraten zu Beginn der Freßperiode waren also geringer als in den nachfolgenden Stunden.

Die relative Änderungsraten an Fischeianzahlen in Heringsmägen zeigten in den ersten 8 Std. nach Sonnenaufgang ebenfalls überwiegend positive Werte (in 8 von 11 Fällen). In der zweiten Hälfte der Freßperiode waren dagegen 50% der relativen Raten negativ. Eine Steigerung der Änderungsraten in den ersten 6 Std. der Freßperiode, entsprechend den Mageninhaltsgewichten, ist aufgrund der geringen Anzahl an bestimmten Raten nicht eindeutig zu belegen.

Für die Mageninhaltsgewichte beim Sprott wurden analog zum Hering nur geringe relative Zunahmeraten innerhalb der ersten 2 Std. der Freßperiode beobachtet (Abb. 69). Die Anzahl an negativen Raten in den ersten 8 Std. nach Sonnenaufgang war höher (7 von 21 Raten) und in den nachfolgenden 6 Std. niedriger (6 von 16 Raten) als beim Hering.

Für die von Sprotten aufgenommenen Fischeier ergaben sich in den ersten 8 Std. der Freßperiode gleiche Verhältnisse wie für die Mageninhaltsgewichte. Allerdings waren die auftretenden negativen Raten alle äußerst gering. Im Zeitraum 8-14 Std. nach Sonnenaufgang waren 7 von 16 Raten negativ, mit überwiegend hohen Abnahmen pro Stunde. Wie beim Gesamtmageninhalt von Hering und Sprott, zeigte sich ein deutlicher Anstieg der relativen Zunahmeraten in den ersten 6 Std. der Freßperiode.

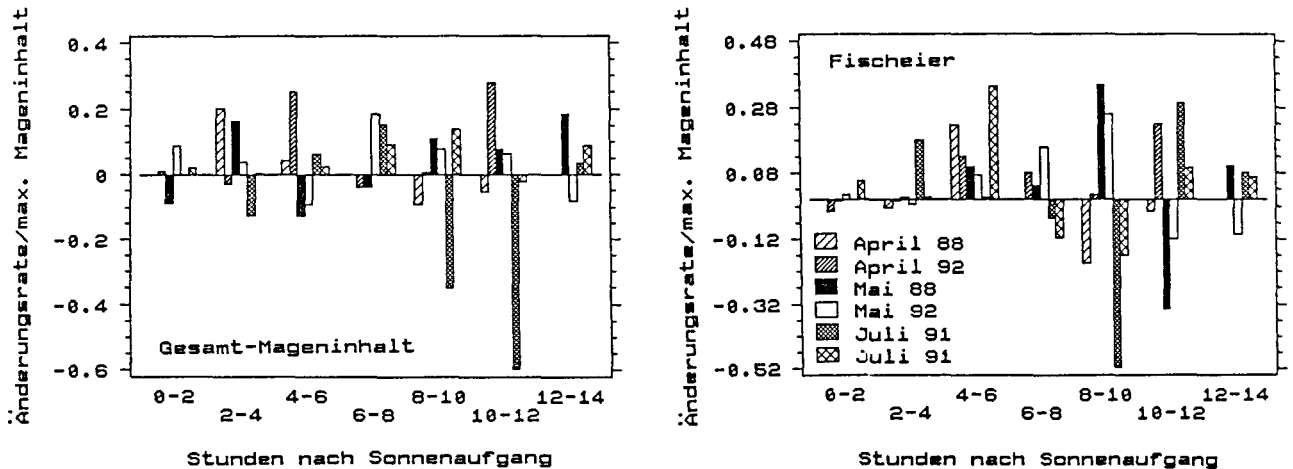


Abb. 69 Intensität der Nahrungsaufnahme der Sprotte im zeitlichen Verlauf der Freßperiode: Änderungsraten der Mageninhalt (g/Std. und Fischeier/Std.) in Relation zu den entsprechenden maximalen mittleren Mageninhalten während der Freßperioden.

Die sowohl für Hering als auch für Sprott festgestellten geringen Zunahmeraten in den ersten Stunden nach Sonnenaufgang zeigen deutlich, daß die mittlere Nahrungsaufnahmerate nicht konstant war, sondern im Laufe der Freßperiode anstieg. Die gezeigte hohe Variabilität in den letzten Stunden der Freßperiode im Vergleich zu den ersten Stunden nach Sonnenaufgang weist auf ein uneinheitliches Freßverhalten, d.h. einer weitgehend variablen Nahrungsaufnahme ohne vorgegebenen einheitlichen Rhythmus.

5.4 Magenentleerung und tägliche Nahrungsration

Basierend auf den im folgenden dargestellten Abnahmen des Mageninhaltes im Laufe der durchgeführten 24-Std. Fischereien nach Einstellung der Nahrungsaufnahme und den Hälterungsexperimenten werden die Koeffizienten B und R des allgemeinen Modelles der Magenentleerung für Fischeier und den Gesamt-Mageninhalt bestimmt. Zusammen mit Ergebnissen aus Kapitel 5.1 und 5.3 sind sie Grundlage der Ermittlung von täglichen Nahrungsrationen an Fischeiern. Weiterhin werden mittlere Verdauungszeiten von Fischeiern, -larven und Klein-Fischen geschätzt und ebenfalls Tagesrationen ermittelt. Abschließend werden die Ergebnisse von Simulationsrechnungen zur Sensitivität der auf Verdauungszeiten beruhenden Methode dargestellt und der Verlauf des Mageninhaltes an Fischeiern während und nach der Freßperiode wird in Abhängigkeit von der Intensität der Nahrungsaufnahme simuliert. Dabei wird vergleichsweise eine Verdauung mit einer konstanten Verdauungszeit und nach dem allgemeinen Modell der Magenentleerung angenommen.

5.4.1 Mageninhalte aus 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten

In den Abb. 70-76 sind die arithmetischen Mittel und Mediane der Mageninhalte in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern in Abhängigkeit von der verstrichenen Verdauungszeit dargestellt. Der Nullpunkt der Abbildungen bezieht sich bei den 24-Std. Fischereien in der Regel auf den letzten Hol vor oder den ersten Hol nach Sonnenuntergang und bei den Hälterungsexperimenten auf den Besatz der Becken. Folgende zusätzliche Informationen sind für jede Probennahme den Anhangsabb. 5-21 zu entnehmen:

- mittlerer Mageninhalt an taxonomischen Großgruppen in Gewichtseinheiten,
- Schiefe und Exzess der Häufigkeitsverteilungen von Gesamt-Mageninhalten und taxonomischen Großgruppen in Gewichtseinheiten,
- mittlerer Mageninhalt an bis zur Art identifizierbaren und in der Verdauung fortgeschrittenen Fischeiern,
- Häufigkeit des Auftretens von Anzahlen an Fischeiern,
- Anzahl analysierter Mägen, mittlere Länge und Längenbereich der bearbeiteten Fische, Anteil leerer Mägen und Umgebungstemperaturen.

Aufgrund der im Nahrungsangebot nicht vorhandenen Fischeier, wurde für die im Oktober 1988 durchgeführten 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente (Abb. 70) auf eine detaillierte Analyse des Mageninhaltes verzichtet.

Für die 24-Std. Fischerei auf Stat. 31 ist die Abnahme des arithmetischen Mittels und des Medians von 2.45 auf 6.30 Uhr in Abb. 70 a) dargestellt. Die Häufigkeitsverteilung der Mageninhalte in Gewichtseinheiten zeigte zu allen Probennahmezeitpunkten eine signifikante Abweichung von der Normalverteilung (Anhangsabb. 5). Dies erklärt die Differenzen zwischen Mittelwerten und Medianen, wobei die Mediane entsprechend der positiven Schiefen und Exzesse zu allen Zeitpunkten kleiner waren als

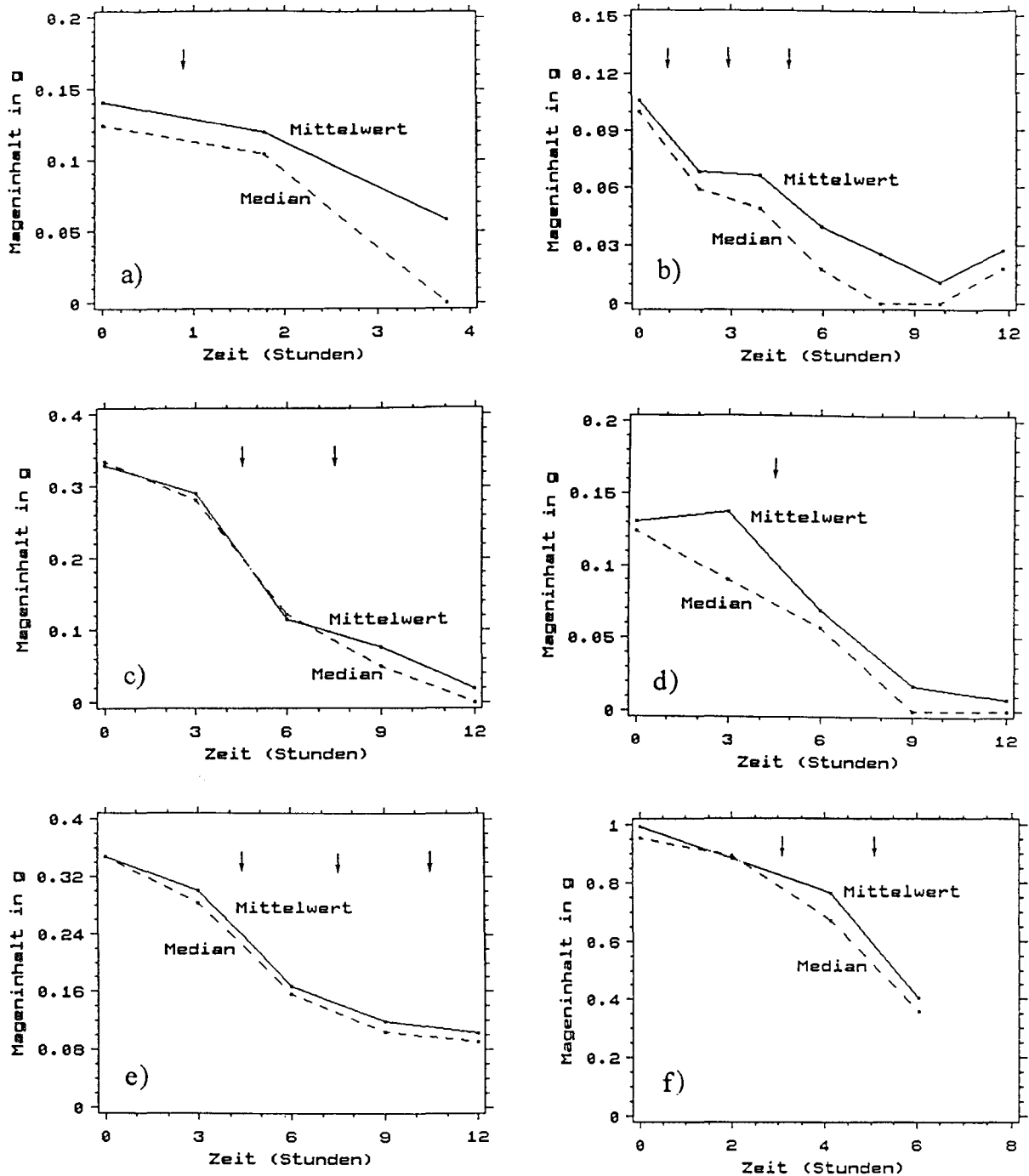


Abb. 70 Magenentleerung von Heringen (arithmetische Mittel und Mediane des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten) im zeitlichen Verlauf von 24-Std. Fischereien nach Beendigung der Freßperiode (a: Stat. 31, b: Stat. 32) und Hälterungsexperimenten im Oktober 1988 (c: Stat. 31 Hol 1, d: 32 Hol 1), einem Hälterungsexperiment im April 1991 (e: Stat 1 Hol 2) und einer 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (f: Stat. 393), zur Schätzung von Entleerungsraten einbezogene Intervalle ↓.

die arithmetischen Mittelwerte. Auch in anderen 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten wurden für die Mehrzahl der Probennahmen signifikante Abweichungen von Normalverteilungen in den Häufigkeiten des Auftretens von Gesamt-Mageninhalten und Fischeianzahlen festgestellt. Aufgrund der in der Regel positiven Schiefen und Exzesse lagen die Mediane somit ebenfalls meist unter den entsprechenden Mittelwerten. Bei der 24-Std. Fischerei im Oktober 1988 auf Stat. 31 waren am frühen Morgen mehr als die Hälfte aller Mägen leer und der Median des Mageninhaltes somit gleich 0. Daher konnte nur eine Magenentleerungsrate aus dem 1. Zeitintervall bestimmt werden.

Im Verlauf der zweiten 24-Std. Fischerei im Oktober 1988 (Stat. 32) zeigten die Mittelwerte und Mediane des Gesamt-Mageninhaltes einen ähnlichen Verlauf vom frühen Abend (18.25 Uhr) bis zum folgenden Morgen um 6.20 Uhr (Abb. 70 b). Da nach 8 Std. die Mehrzahl der Mägen keine Nahrung mehr enthielt, konnten nur aus den ersten drei Intervallen Entleerungsraten berechnet werden.

Im Verlauf eines Hälterungsexperimentes im Oktober 1988 (Stat. 31 Hol 1), konnte wie bei fast allen Experimenten im 1. Intervall der Hälterung lediglich eine geringe Magenentleerung beobachtet werden (Abb. 70 c). Da eine verzögerte Verdauung durch den Fang- und Handhabungsstress an Bord nicht ausgeschlossen werden kann, wurden Entleerungsraten generell erst für nachfolgende Zeitintervalle bestimmt. Nach 12 Std. waren 82% der untersuchten Mägen leer. Daher konnten zur Bestimmung von Entleerungsraten nur die beiden mittleren Zeitintervalle verwendet werden.

Aus dem 2. Hälterungsexperiment im Oktober 1988 (Stat. 32 Hol 2) konnte lediglich aus dem 2. Zeitintervall eine Entleerungsrate geschätzt werden. Der Median erreichte bereits nach 9 Std. den Wert 0 (Abb. 70 d).

Während des im April 1991 (Stat. 1 Hol 2) durchgeführten Hälterungsexperimentes waren zu allen Zeitpunkten die Häufigkeiten der Mageninhaltsgewichte annähernd normalverteilt. Entsprechend ähnlich waren Mittelwerte und Mediane (Abb. 70 e). Entleerungsraten wurden für alle Zeitintervalle von 3 bis 12 Std. bestimmt.

Der Gesamt-Mageninhalt im zeitlichen Verlauf einer bisher noch nicht vollständig analysierten 24-Std. Fischerei aus dem Juli 1991 (Stat. 393) ermöglichte nur eine Bestimmung von Entleerungsraten aus dem 2. und 3. Intervall, da eine Nahrungsaufnahme zwischen der ersten Probennahme um 20.05 Uhr und dem Sonnenuntergang um 21.30 Uhr nicht ausgeschlossen werden kann.

In Abb. 71 sind die Ergebnisse einer vollständig analysierten 24-Std. Fischerei auf Hering aus dem Juli 1991 (Stat. 359) abgebildet. Dargestellt ist der Verlauf des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und Fischeianzahlen von 18.30 Uhr bis 4.15 Uhr. Der mittlere Gesamt-Mageninhalt stieg bis kurz vor Mitternacht an, da die Heringe auch nach Sonnenuntergang noch Cladoceren fraßen (Abb. 54). Aus diesem Grunde konnten nur zwei Magenentleerungsraten im Zeitraum bis kurz vor Sonnenaufgang geschätzt werden. Unabhängig von dieser Nahrungsaufnahme an Cladoceren in der ersten Nachthälfte wurden für die Mageninhalte an Fischeiern alle vier bestimmbaren Entleerungsraten einbezogen. Die Mediane zu den berücksichtigten Zeitpunkten wurden außerdem zur Schätzung von Verdauungszeiten über den Anteil noch vorhandener Fischeier in Abhängigkeit von der verstrichenen Verdauungszeit verwendet.

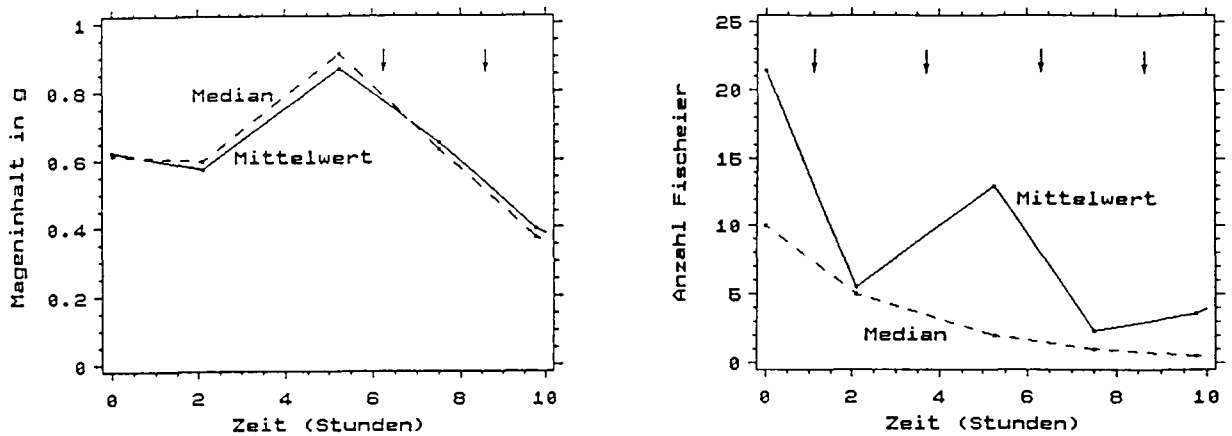


Abb. 71 Magenentleerung von Heringen (arithmetische Mittel und Mediane des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern) im zeitlichen Verlauf von einer 24-Std. Fischerei (nach Beendigung der Freßperiode) im Juli 1991 (Stat. 359), zur Schätzung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten einbezogene Intervalle ↓.

Der Abb. 72 a) sind die Mageninhalt im Verlauf eines vollständig analysierten Hälterungsexperimentes aus dem Juni 1990 zu entnehmen. Da bereits nach 9 Std. die Mehrzahl der Mägen keine Nahrung mehr enthielten, wurde nur das mittlere Zeitintervall zur Bestimmung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten verwendet.

Die Ergebnisse eines Hälterungsexperimentes aus dem Mai 1991 (Stat. 6 Hol 2), das mit verkürzten Zeitabständen von 1.5 Std. durchgeführt wurde, sind in Abb. 72 b) aufgeführt. Der Median des Gesamt-Mageninhaltes erreichte erst nach 12 Std. Verdauungszeit den Wert 0, was die Bestimmung von 6 Entleerungsraten erlaubte. Für die Mageninhalt an Fischeiern konnten zur Bestimmung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten insgesamt 4 Intervalle berücksichtigt werden, nach 7.5 Std. enthielt die Mehrzahl der Mägen keine Fischeier mehr. Auffällig an der Zusammensetzung der Fischeifraktion war, daß der Anteil an Eihüllen sich im Laufe des Experimentes kaum erhöhte (von 0 auf 3.2%, siehe Anhangsabb. 10). Offensichtlich wurden auch noch nicht vollständig verdaute Eier entleert.

Das 2. Hälterungsexperiment im Mai 1991 (Stat. 6 Hol 5) erbrachte die in Abb. 72 c) aufgeführten Mageninhalt. Wie beim 1. Experiment zeigten die Häufigkeitsverteilungen der Gesamt-Mageninhalte zu den ersten 3 Entnahmen kaum Abweichungen von einer Normalverteilung (Anhangsabb. 11), was sich in nur geringfügig höheren Mittelwerten im Vergleich zu den Medianen ausdrückt. Im Gegensatz zum Mittelwert nahm der Median von 7.5 auf 9 Std. allerdings leicht zu. Nach Ausschluß dieses Intervalls konnten 4 Entleerungsraten ermittelt werden. Aufgrund der Tatsache, daß nach 9 Std. genau 50% der Mägen keine Fischeier mehr enthielten, und somit der Median bei der Ermittlung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten von Fischeiern Verwendung finden konnte, ergaben sich 5 verwendbare Intervalle. Wie bei dem 1. Experiment im Mai 1991 war der Anteil an Eihüllen mit 0.8-8.1% zu allen Zeitpunkten des Experimentes gering.

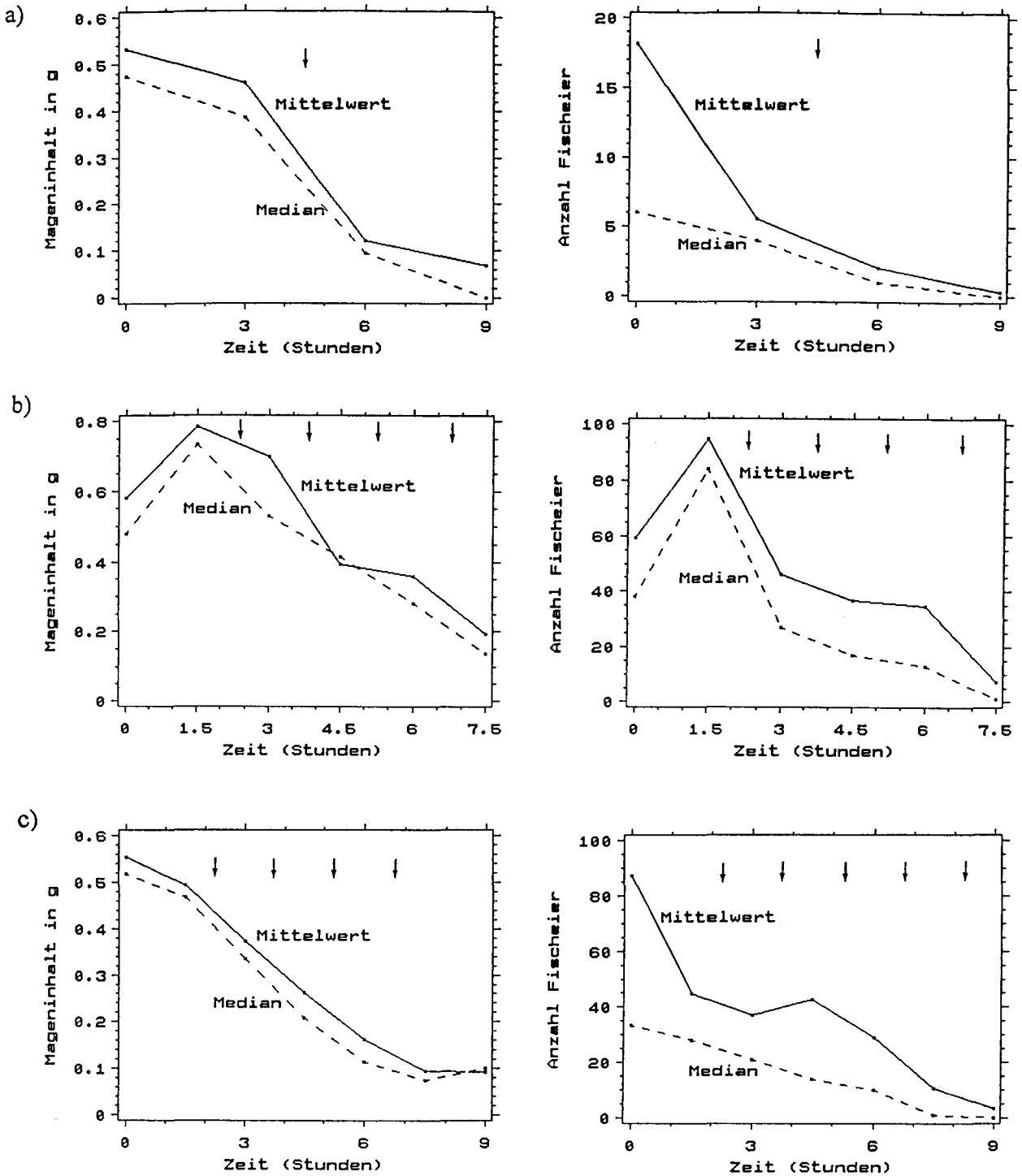


Abb. 72 Magenentleerung von Heringen (arithmetische Mittel und Mediane des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern) im zeitlichen Verlauf von Hälterungs-experimenten im Juni 1990 (a: Stat. 94 Hol 1) und im Mai 1991 (b: Stat. 6 Hol 2, c: Stat. 6 Hol 5), zur Schätzung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten einbezogene Intervalle ↓.

In Abb. 73 a) sind die Ergebnisse der 24-Std. Fischerei auf Sprott aus dem Mai 1988 aufgeführt. Ausgehend vom letzten Hol vor Sonnenuntergang um 19.30 wird die Abnahme des Mageninhaltes bis 3.30 Uhr dargestellt. Die Mittelwerte der Gesamt-Mageninhalte lagen, wie beim Hering, entsprechend der positiven Schiefen und Exzesse (Anhangsabb. 12) über den entsprechenden Medianen. Im letzten Intervall ergab sich ein Anstieg des Medians, so daß auf eine Einbeziehung dieses Intervalls zur Bestimmung von Entleerungsraten verzichtet werden mußte. Für den Mageninhalt an Fischeiern ergaben sich hohe positive Schiefen und Exzesse, die in großen Abweichungen von arithmetischen Mittelwerten und Medianen resultierten. Auch in anderen 24-std. Fischereien und Hälterungsexperimenten konnten für den Sprott ähnliche Abweichungen zwischen Mittelwert und Median festgestellt werden. Eine Ausnahme bildete der April und Mai 1992, wo Fischeier die Hauptnahrung der Sprotten stellten. Zur Bestimmung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten wurden aus der 24-Std. Fischerei im Mai 1988 nur die ersten beiden Intervalle herangezogen, da der Median am Ende des 3. Intervalles den Wert 0 erreichte. Der Anteil an Eihüllen nahm im Verlauf des 1. Intervalls von 4 auf 16% zu, blieb aber in den folgenden Stunden auf diesem Niveau (Anhangsabb. 12). Die auch beim Hering beobachtete Konstanz im Anteil der Eihüllen während des Verdauungsprozesses konnte in allen 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten beobachtet werden. Ausnahme waren lediglich eine 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 393) und ein Experiment im Mai 1991.

In Abb. 73 b) sind Mageninhaltsdaten für adulte Sprotten von der ersten 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 359) im Zeitraum von 18.30-4.15 Uhr dargestellt. Analog zum Hering wurde eine Zunahme des mittleren Mageninhaltes in Gewichtseinheiten bis kurz vor Mitternacht festgestellt. Hauptnahrung waren Copepoden und in geringerem Umfang Cladoceren und Fischeier, wobei das mittlere Gewicht der Cladocerenfraktion bis kurz vor Mitternacht anstieg und das der Fischeier parallel abfiel (Abb. 59). Aufgrund dieser abendlichen Nahrungsaufnahme von Cladoceren wurden nur die letzten zwei Intervalle zur Bestimmung von Entleerungsraten an Gesamt-Mageninhalten berücksichtigt. Der Mageninhalt an Fischeiern zeigte bereits eine drastische Abnahme in den beiden ersten Intervallen. Kurz vor Mitternacht enthielt die Mehrzahl der Mägen keine Fischeier mehr. Daher wurde zur Bestimmung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten nur das 1. Intervall herangezogen.

Für die zweite 24-Std. Fischerei im Juli 1991 (Stat. 393) wurden die Mageninhalte für die Probennahmen von 20.05-3.50 Uhr in Abb. 73 c) dargestellt. Die Hauptnahrung der Sprotten bestand ebenfalls überwiegend aus Copepoden aber auch einem relativ hohen Cladocerenanteil (Abb. 60). Im Gegensatz zur ersten 24-Std. Fischerei war der Gesamt-Mageninhalt deutlich höher und der Mageninhalt an Fischeiern geringer. Aufgrund einer nicht auszuschließenden abendlichen Nahrungsaufnahme an Cladoceren wurde bei der Bestimmung von Entleerungsraten auf eine Einbeziehung der Intervalle vor Mitternacht ebenfalls verzichtet. Auch das letzte Intervall wurde nicht verwendet, da schon im Hol um 3.50 Uhr Mägen mit überwiegend frischer Nahrung auftraten. Der Median der Fischeierzahlen erreichte bereits vor Mitternacht den Wert 0. Zur Bestimmung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten wurde also erneut nur das 1. Intervall berücksichtigt.

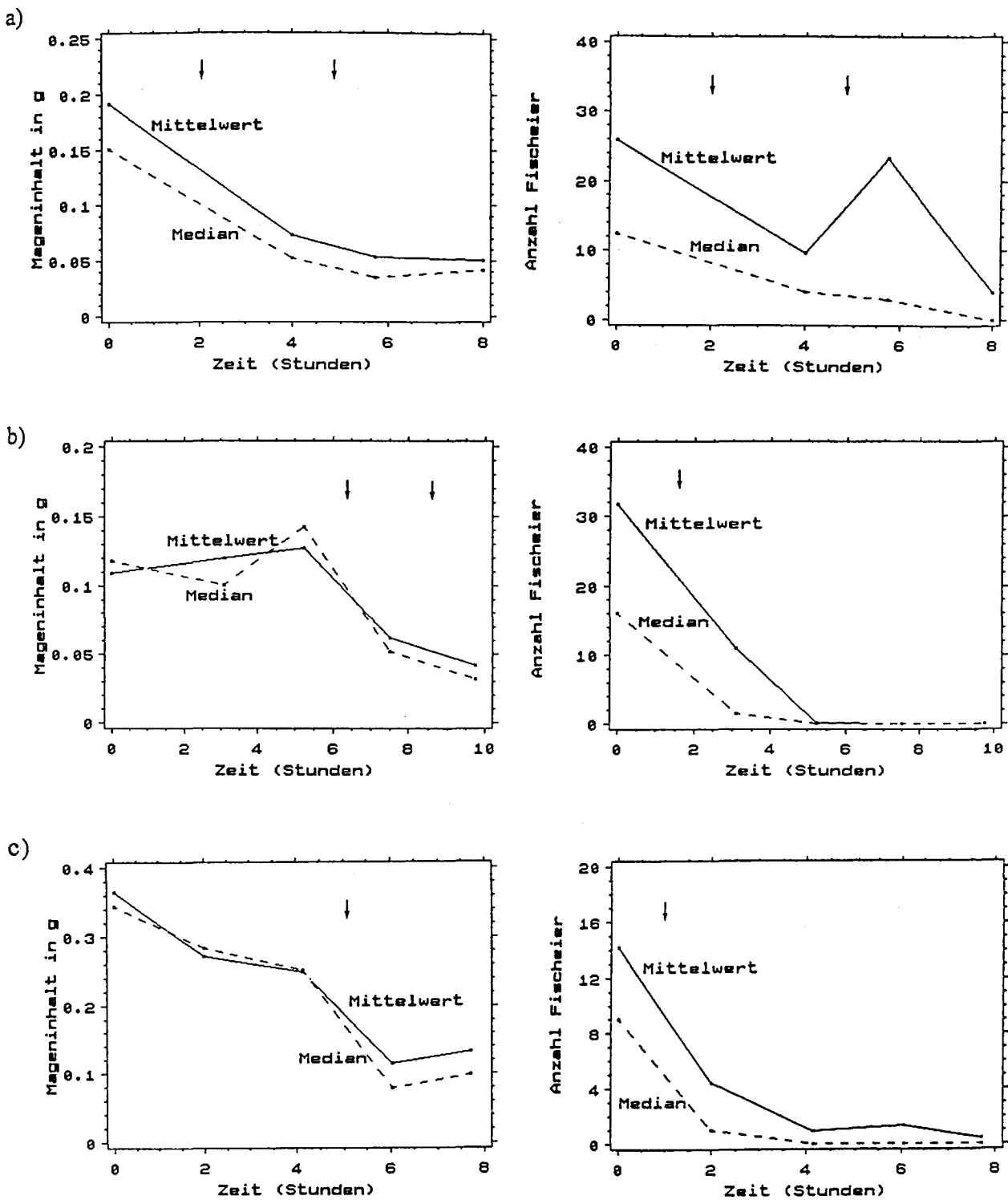


Abb. 73 Magenentleerung von Sprotten (arithmetische Mittel und Mediane des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern) im zeitlichen Verlauf von 24-Std. Fischereien (nach Beendigung der Freßperiode) im Mai 1988 (a: Stat. 33) und im Juli 1991 (b: Stat. 359, c: Stat. 393), zur Schätzung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten einbezogene Intervalle ↓.

Die Ergebnisse einer im April 1992 durchgeführten 24-Std. Fischerei sind der Abb. 74 a) zu entnehmen. Fischeier waren die bevorzugte Nahrung der Sprotten (Abb. 62). Entleerungsraten für den Gesamt-Mageninhalt und für die Anzahl an Fischeiern wurden jeweils aus den ersten drei Intervallen von 20.30-2.30 Uhr ermittelt, da kurz vor Sonnenaufgang die Mehrzahl der Mägen keine Nahrung mehr enthielten.

Der zeitliche Verlauf des Mageninhaltes von adulten Sprotten während einer 24-Std. Fischerei im Mai 1992 ist in Abb. 74 b) dargestellt. Von 20.20-0.30 Uhr zeigte sich eine Abnahme im Gesamt-Mageninhalt, gefolgt von einer Zunahme im letzten Intervall, sowohl für den Mittelwert als auch für den Median. Hauptnahrung waren Copepoden und Fischeier sowie in geringerem Maße auch Cladoceren. Während das Mageninhaltsgewicht der Fischfraktion im Laufe der Nacht kontinuierlich abnahm, war der Mageninhalt an Cladoceren über den gesamten Zeitraum konstant (Anhangsabb. 16). Da Mägen mit überwiegend frisch konsumierter Nahrung zu keinem berücksichtigten Zeitpunkt auftraten (Abb. 63), wurden trotz einer möglichen begrenzten Nahrungsaufnahme an Cladoceren aus den ersten beiden Intervallen Entleerungsraten bestimmt. Zur Bestimmung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten an Fischeiern wurden alle Intervalle herangezogen.

Die Ergebnisse eines Hälterungsexperimentes mit Sprotten Anfang Juni 1990 sind der Abb. 74 c) zu entnehmen. Der Mageninhalt bestand in erster Linie aus Copepoden und einem kleineren Anteil an Fischeiern (Anhangsabb. 17). Bei der letzten Entnahme nach 7.5 Std. enthielten 75% der Mägen keine Nahrung mehr. Deshalb wurden Entleerungsraten für die Mageninhalte in Gewichtseinheiten und Fischeianzahlen bzw. deren Verdauungszeiten aus den Intervallen 2-4 ermittelt.

In Abb. 75 a) sind die Ergebnisse eines Hälterungsexperimentes aus dem April 1991 aufgeführt. Zur Bestimmung von Entleerungsraten des Gesamt-Mageninhaltes wurden die Intervalle 2-4 berücksichtigt. Da der Median für Fischeier nach 6 Std. bereits den Nullwert erreichte, wurden für die Bestimmung von entsprechenden Entleerungsraten und Verdauungszeiten nur die beiden mittleren Intervalle verwendet.

Ergebnisse eines Hälterungsexperimentes aus dem Mai 1991 sind in Abb. 75 b) dargestellt. Während der mittlere Mageninhalt in Gewichtseinheiten im Verlauf des Experimentes kontinuierlich abfiel, ergab sich für den Median eine Zunahme im 3. Zeitintervall. Nach 7.5 Std. enthielt die Mehrzahl der Mägen keine Nahrung mehr. Dies erlaubte lediglich eine Berechnung von Entleerungsraten aus dem 2. und 4. Zeitintervall. Für Fischeier war der Median im 4. Zeitintervall konstant, daher wurden zur Bestimmung von Entleerungsraten und Verdauungszeiten nur die Intervalle 2 und 3 ausgewählt.

In Abb. 75 c) sind die Ergebnisse der 1. Hälterung von Sprott aus dem April 1992 (Stat. 5 Hol 1) dargestellt. Der Mageninhalt der Sprotten bestand im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Experimenten zum größten Teil aus Fischeiern und zu einem geringeren Umfang aus Copepoden. Nach 4 Std. waren bereits 57% der Mägen leer. Nur die Intervalle 2 und 3 konnten zur Bestimmung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten verwendet werden.

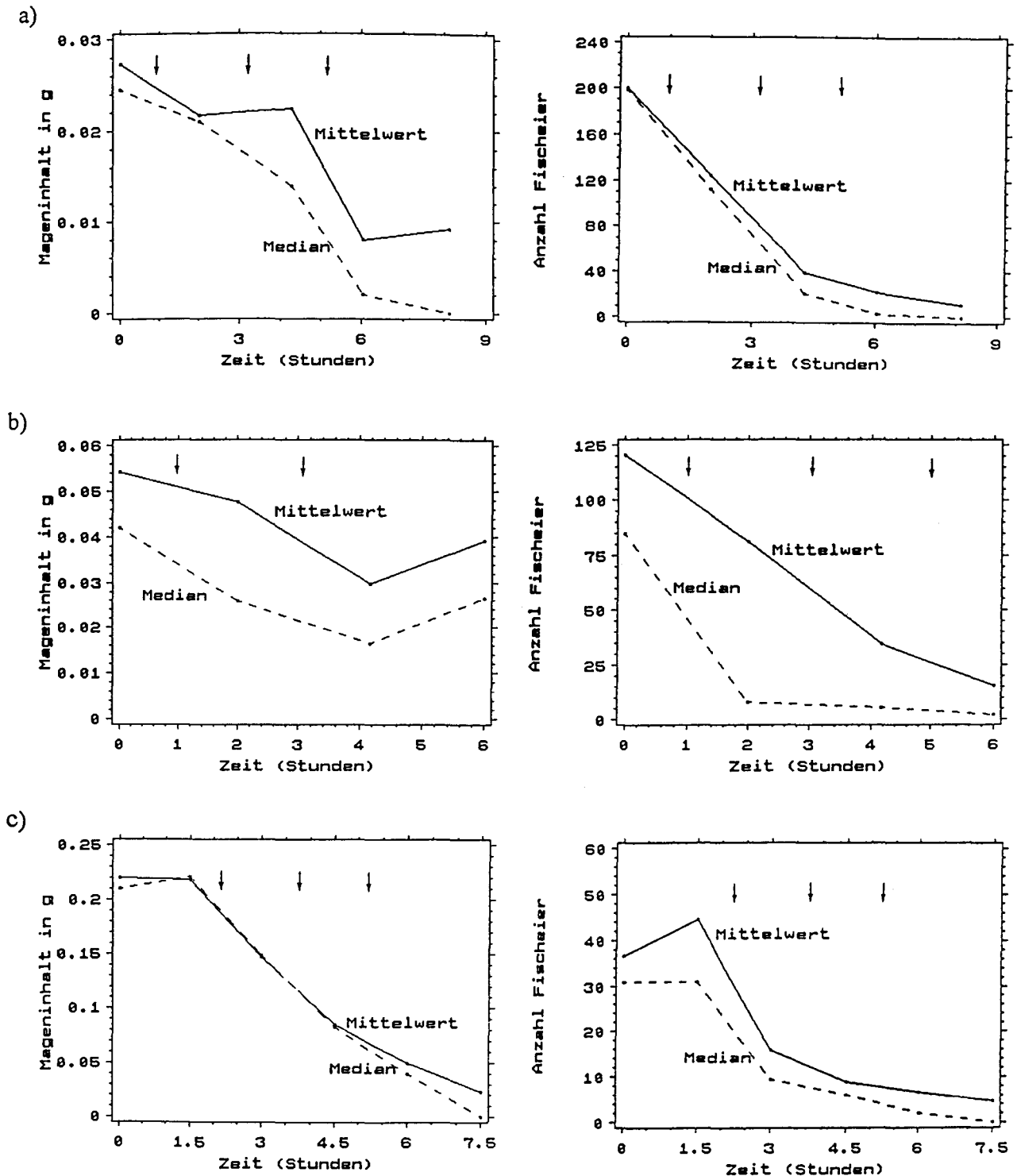


Abb. 74 Magenentleerung von Sprotten (arithmetische Mittel und Mediane des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern) im zeitlichen Verlauf von 24-Std. Fischereien (nach Beendigung der Freßperiode) im April 1992 (a: Stat. 11) und im Mai 1992 (b: Stat. 12) sowie einem Hälterungsexperiment im Juni 1990 (c: Stat. 1 Hol 1), zur Schätzung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten einbezogene Intervalle ↓

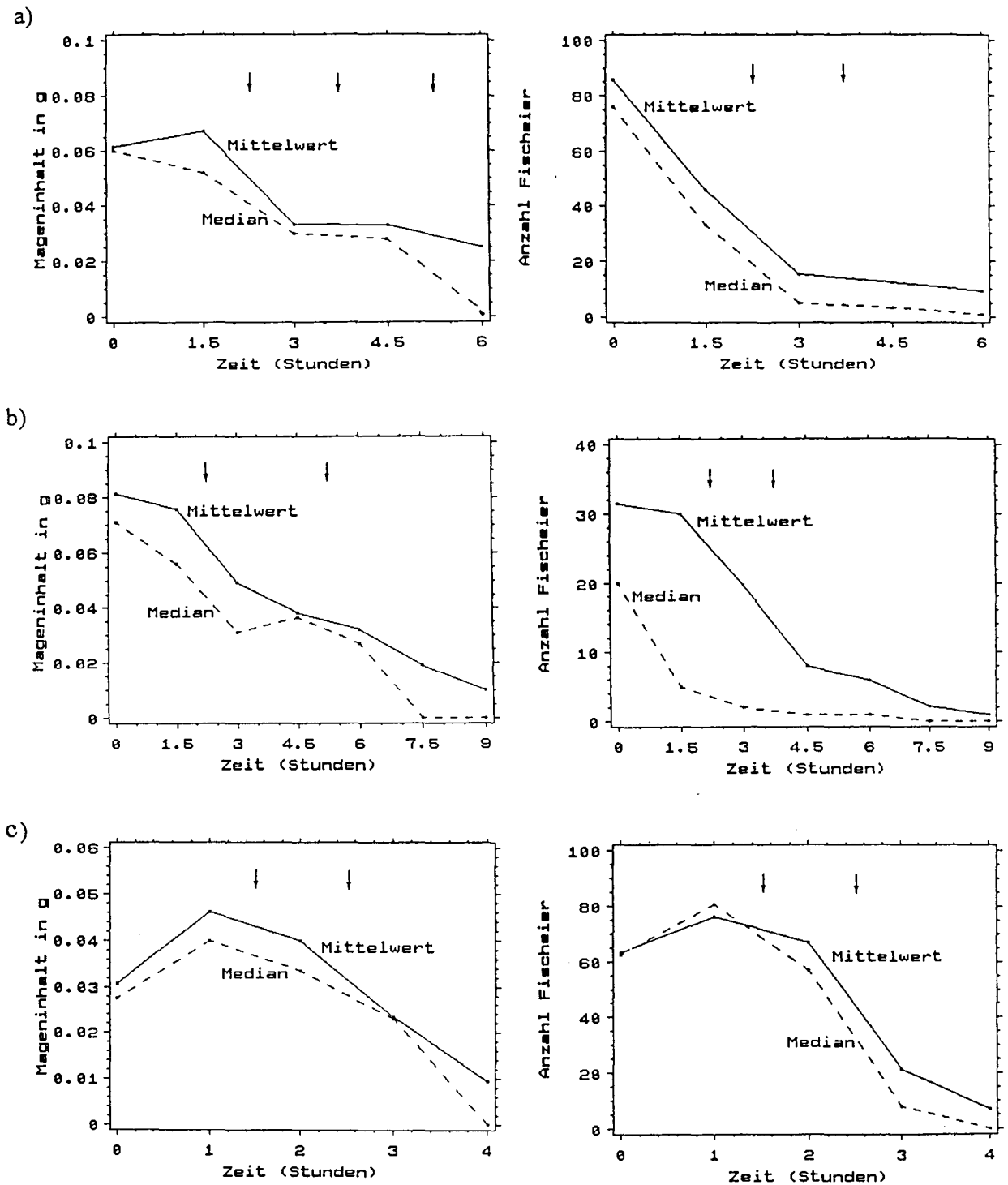


Abb. 75 Magenentleerung von Sprotten (arithmetische Mittel und Mediane des Mageninhalt in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern) im zeitlichen Verlauf von Hälterungs-experimenten im April 1991 (Stat. 5 Hol 1), im Mai 1991 (b: Stat. 4 Hol 1) und im April 1992 (c: Stat. 5 Hol 1), zur Schätzung von Entleerungs-raten bzw. Verdauungszeiten einbezogene Intervalle ↓.

Der zeitliche Verlauf des Mageninhaltes im 2. Experiment aus dem April 1992 (Stat. 8 Hol 1) ist der Abb. 76 zu entnehmen. Der Mageninhalt setzte sich analog zum 1. Experiment überwiegend aus Fischeiern und Copepoden zusammen. Nach 4 Std. enthielt die Mehrzahl der Mägen ebenfalls keine Nahrung mehr, weshalb erneut nur die beiden mittleren Intervalle zur Bestimmung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten berücksichtigt werden konnten.

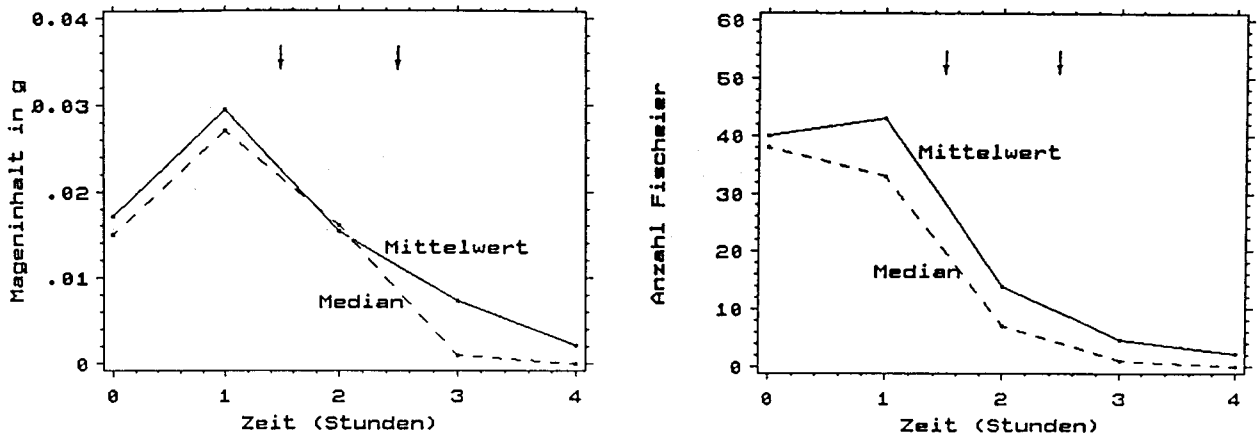


Abb. 76 Magenentleerung von Sprotten (arithmetische Mittel und Mediane des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern) im zeitlichen Verlauf eines Hälterungsexperimentes im April 1992 (a: Stat. 8 Hol 1), zur Schätzung von Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten einbezogene Intervalle ↓

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß aus den 4 berücksichtigten 24-Std. Fischereien und 6 Hälterungsexperimenten für den Hering insgesamt 26 Entleerungsraten für den Gesamt-Mageninhalt in Gewichtseinheiten und 14 Entleerungsraten für die Anzahl an Fischeiern ermittelt wurden. Diese 14 Intervalle wurden auch zur Abschätzung einer mittleren Verdauungszeit von Fischeiern verwendet. Für den Sprott konnten aus den jeweils 5 berücksichtigten 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten insgesamt 22 Entleerungsraten für den Gesamt-Mageninhalt und 21 Raten bzw. prozentuale Abnahmen für Fischeier bestimmt werden (Anhangstab. 24 und 25).

Die einzigen Hälterungsexperimente, in denen Fischlarven und Klein-Fische in mehr als Einzelexemplaren auftraten, wurden im August 1991 mit Heringen durchgeführt (Stat. 7 Hol 1 und Stat. 17 Hol 1). Obwohl die Wassertemperatur in den mit Oberflächenseewasser gespeisten Hälterungsbecken im Mittel mit 17,5° C hoch war, bilden diese beiden Experimente somit die einzige Möglichkeit Verdauungszeiten von Fischlarven abzuschätzen. Zur Bestimmung der mittleren Verdauungszeiten von Klein-Fischen in Heringsmägen wurde zusätzlich eine Dauerstation aus dem September 1988 herangezogen. In Abb. 77 sind die arithmetischen Mittel der Anzahlen an Fischlarven und Jungfischen pro Heringsmagen in den beiden Hälterungsexperimenten dargestellt. Die Larven (in der Regel ≥ 15 mm Länge) waren schon bei Beginn der Experimente in fortgeschrittenem Verdauungszustand. Identifizierbare Larven (ausnahmslos Sprott) traten lediglich zu Beginn des 1. Experimentes auf. Klein-Fische konnten in diesem

Experiment auch nach 1.5 Std. noch bis zur Art identifiziert werden (ebenfalls Sprott), obwohl die Fische schon zu Beginn des Experimentes überwiegend stark andaut waren.

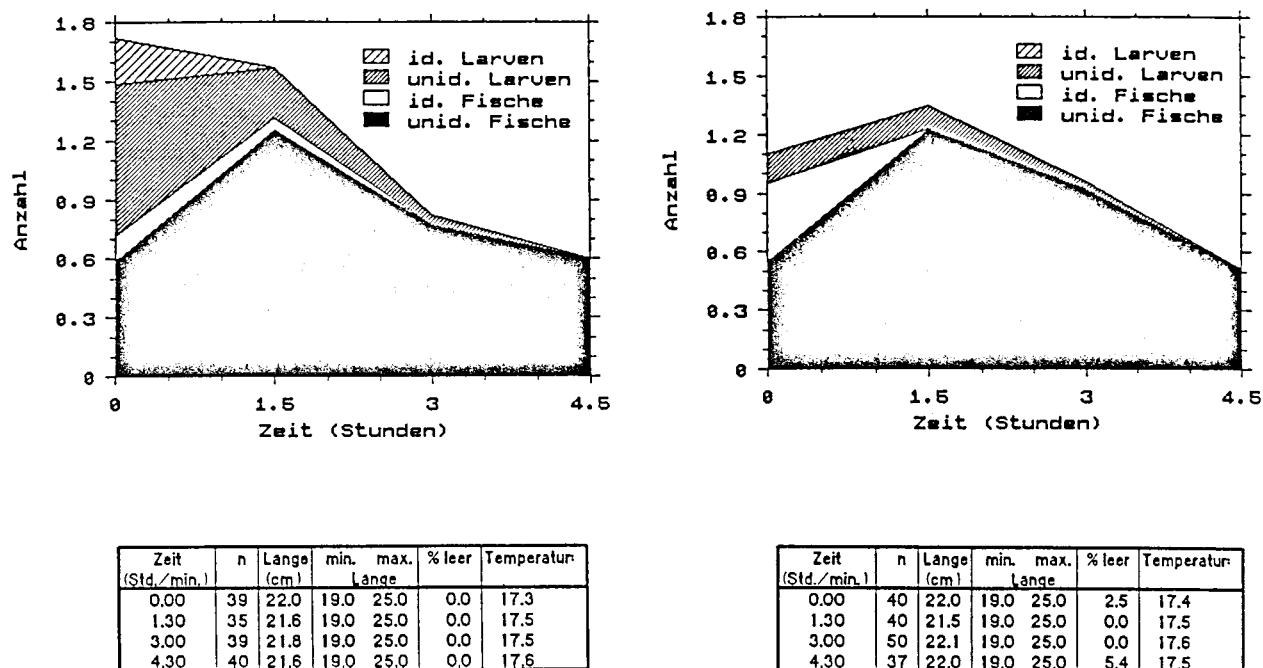


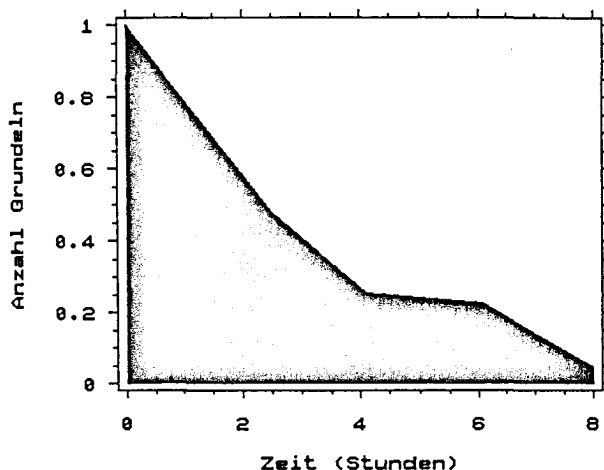
Abb. 77 Zeitliche Änderung der Mageninhalte an Fischlarven und Jungfischen bei Heringen in zwei Hälterungsexperimenten im August 1991 (a: Stat. 7 Hol 1, b: Stat. 17 Hol 1), id. = identifizierbare und unid. = unidentifizierbare Individuen; Ergänzende Informationen: Anzahl analysierter Mägen (n), mittlere Länge der Heringe (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längensklassen (Klassenmitten), Anteil leerer Mägen (%) und Umgebungstemperaturen (°C) für jeden Probennahmezeitpunkt.

Die mittlere Anzahl an Fischlarven nahm im Verlauf der beiden Experimente stetig ab, und nach 4.5 Std. konnten keine Überreste von Larven mehr identifiziert werden. Für die Bestimmung der Verdauungszeit über die prozentuale Abnahme der Anzahlen in Abhängigkeit von der verstrichenen Zeit bedeutet dieses, daß unbeeinflusst von der bereits beschriebenen Verdauungsverzögerung zu Beginn der Hälterungsexperimente lediglich jeweils nur 1 Intervall zur Verfügung stand.

Für Jungfische ergaben sich bei den ersten Entnahmen nach 1.5 Std. höhere mittlere Anzahlen als zu Beginn der Experimente, was die Bestimmung der mittleren Verdauungszeit allerdings nicht beeinflusste, da aufgrund der Verdauungsverzögerung auf eine Einbeziehung des 1. Intervalls verzichtet wurde.

Im Gegensatz zu den Experimenten mit Fischeiern fand nicht der Median, sondern der Mittelwert der Anzahlen an Larven und Klein-Fischen Verwendung, da nur Mediane von 1 und 0 auftraten, was die Abnahme im Mageninhalt nicht hinreichend auflöste.

Die mittlere Anzahl an Klein-Fischen pro Heringsmagen im zeitlichen Verlauf einer Dauerstation am westlichen Rand des Bornholm Beckens im September 1988 ist der Abb. 78 zu entnehmen. Alle Klein-Fische wiesen zu Beginn der Dauerstation kaum Anzeichen einer Verdauung auf, waren also offensichtlich frisch gefressen worden. Die Klein-Fische konnten eindeutig als Grundeln identifiziert werden. Schon im zweiten Hol nach 2.5 Std. traten keine frisch konsumierten Grundeln mehr auf. Nach 8 Std. hatte sich die mittlere Anzahl auf weniger als 5% der Ausgangsmenge reduziert, und die verbliebenen Individuen bestanden hauptsächlich aus unverdaubaren Resten mit geringen Fleischanteilen. Die Längenverteilung der auftretenden Grundeln ist der Abb. 23 zu entnehmen.



Zeit (Std./min.)	n	Länge (cm)	min. Länge	max. Länge	% leer	Temperatur
0.00	79	23.4	21.0	27.0	0.0	7.3
2.31	44	23.1	21.0	27.0	4.5	7.5
4.07	63	23.1	21.0	27.0	7.9	7.6
6.05	22	23.4	21.0	27.0	0.0	7.6
8.00	66	23.4	21.0	27.0	6.1	7.5

Abb. 78 Zeitliche Änderung des Mageninhaltes an Grundeln bei Heringen während einer 24-Std. Fischerei im September 1988 (Stat. 3); Ergänzende Informationen: Anzahl analysierter Mägen (n), mittlere Länge der Heringe (cm), berücksichtigte kleinste und größte Längensklassen (Klassenmitten), Anteil leerer Mägen (%) und Umgebungstemperaturen (°C) für jeden Probennahmezeitpunkt.

5.4.2 Magenentleerungsraten

Die Ergebnisse der Regressionsanalysen zur Beschreibung der linearen Abhängigkeit der logarithmierten Entleerungsraten von Fischeiern in Anzahlen von den entsprechenden logarithmierten mittleren Mageninhalten sind in Abb. 79 dargestellt. Neben den Regressionsgeraden mit allen Einzelwerten und den 95% Vertrauensbereichen sind die Residuen gegen die logarithmierten Mageninhalte aufgetragen, und die Zuordnung der Einzelwerte zu den jeweiligen 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten angegeben. Weiterhin sind in die Abbildung Tabellen integriert, die Grunddaten zu den Experimenten enthalten sowie die berechneten Werte für die Steigung der Regressionsgeraden (Exponent B des allgemeinen Modelles der Magenentleerung), den Achsenabschnitt (A), die Konstante R des Modelles (e^A) und das Bestimmtheitsmaß der jeweiligen Regression.

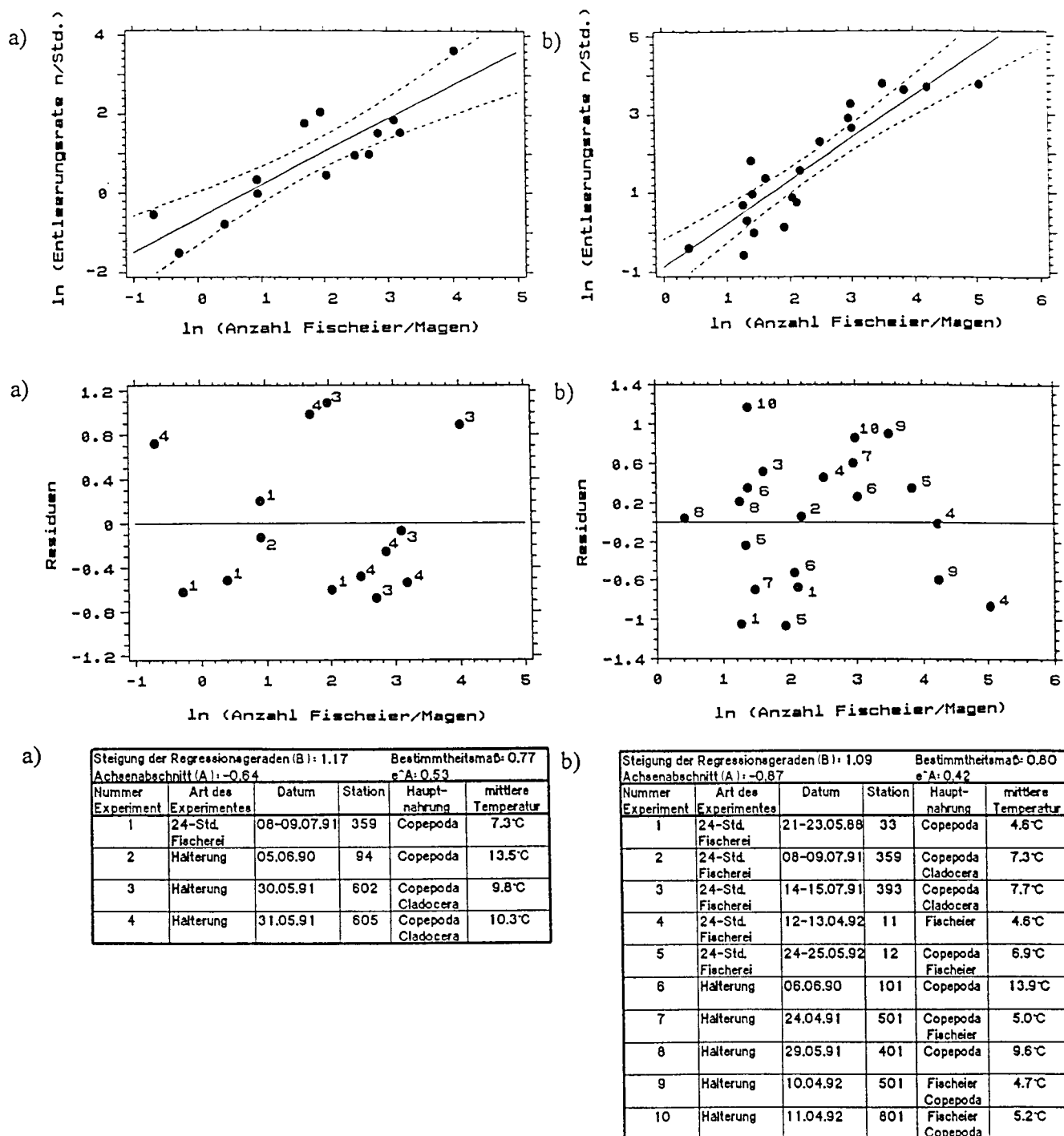


Abb. 79 Magenentleerung von Fischeiern in Anzahlen in (a) Herings- und (b) Sprottmägen, dargestellt sind:

- Regressionsgeraden (mit 95% Vertrauensbereichen) der logarithmierten Entleerungsraten (n/Std.) in Abhängigkeit der zugehörigen logarithmierten mittleren Mageninhalte (n/Magen)
- Residuen gegen logarithmierte mittlere Mageninhalte mit Zuordnung zu den verschiedenen 24-Std. Fischereien und Experimenten
- Steigung der Regressionsgeraden (Exponent B des allgemeinen Modelles der Magenentleerung), Achsenabschnitt (A) und e^A (Konstante R des Modelles) sowie Bestimmtheitsmaß der Regression
- Hauptbestandteile der Nahrung während der 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente sowie mittlere Umgebungstemperaturen.

Für den Hering wurde ein exponentieller Koeffizient B von 0.85 und eine Konstante R von 0.53 bestimmt. Der erklärte Anteil der Varianz betrug 77%. Die Residuen waren recht gleichmäßig um die Regressionsgerade verteilt. Relativ hohe positive Abweichungen traten ausschließlich in den beiden Hälterungsexperimenten aus dem Mai 1991 mit hohen Anzahlen an Fischeiern pro Magen auf. Für beide Experimente lassen sich allerdings auch negative Residuen feststellen.

Für den Sprott ergab sich aus der linearen Regressionsanalyse ein Exponent B von 1.09 und eine Konstante R von 0.42 bei einem Bestimmtheitsmaß von 0.80. Sowohl beim Sprott als auch beim Hering zeigte sich somit eine klare und abgesicherte Abhängigkeit der Magenentleerungsrate von der Anzahl Fischeier im Mageninhalt. Die Höhe der Exponenten weist dabei auf eine annähernd exponentielle Magenentleerung. Beim Sprott wurden hohe positive Residuen für die beiden Hälterungsexperimente im April 1992 mit hohen Anteilen an Fischeiern im Mageninhalt und geringen Gesamt-Mageninhalten festgestellt. Für beide Arten deuten sich somit über dem Durchschnitt liegende Entleerungsraten bei Hälterungsexperimenten mit hohen Anteilen an Fischeiern am Mageninhalt an. Die Entleerungsrate von Fischeiern in Anzahlen zeigte also nicht nur eine klare Abhängigkeit von der Anzahl an konsumierten Eiern, sondern scheint zusätzlich auch noch von der Gesamt-Menge und der Zusammensetzung der Nahrung abhängig zu sein.

50% der Entleerungsraten aus 24-Std. Fischereien wiesen beim Sprott positive und negative Residuen auf, während 8 von 11 Entleerungsraten aus Hälterungsexperimenten in positive Residuen resultierten. Eine getrennte Regressionsanalyse für die Entleerungsraten aus 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten erbrachte ähnliche Exponenten von 1.12 und 1.11 aber deutlich unterschiedliche Konstanten von 0.30 und 0.50 bei hohen Bestimmtheitsmaßen von 0.85 und 0.81. Damit ist die Form der Entleerungskurve zwar identisch, aber die Sprotten in den Hälterungsexperimenten zeigten eine schnellere Verdauung. Diese Tendenz erklärt sich z.T. aus hohen Entleerungsraten in den beiden Hälterungsexperimenten mit hohen Anzahlen an Fischeiern im April 1992. Aber auch aus anderen Experimenten wiesen 5 von 7 Entleerungsraten positive Residuen auf.

Die Regressionen der Entleerungsraten von Gesamt-Mageninhalten (als abhängige Variable) auf die mittleren Mageninhalte (als unabhängige Variable) sind mit den entsprechenden Residuen und Begleitinformationen in der Abb. 80 dargestellt.

Für den Hering ergab sich ein Exponent B von 1.17 und eine Konstante R von 0.24 bei einer erklärten Varianz von 63%. Relativ hohe negative Residuen wurden bei geringen Mageninhalten festgestellt, wobei die höchsten Abweichungen ausschließlich in späten Intervallen von Hälterungsexperimenten auftraten. Allerdings wiesen weder einzelne Experimente noch 24-Std. Fischereien generell hohe oder niedrige Residuen auf. Die transformierten Entleerungsraten aus 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten lagen jeweils zu 50% ober- und unterhalb der Regressionsgeraden.

Für den Sprott ergab die entsprechende Regressionsanalyse einen Exponenten B von 1.19 und einen Achsenabschnitt von 0.46 bei einem Bestimmtheitsmaß von 0.69. Eine größere Anzahl an negativen Residuen wurde bei geringen bis mittleren Magen-

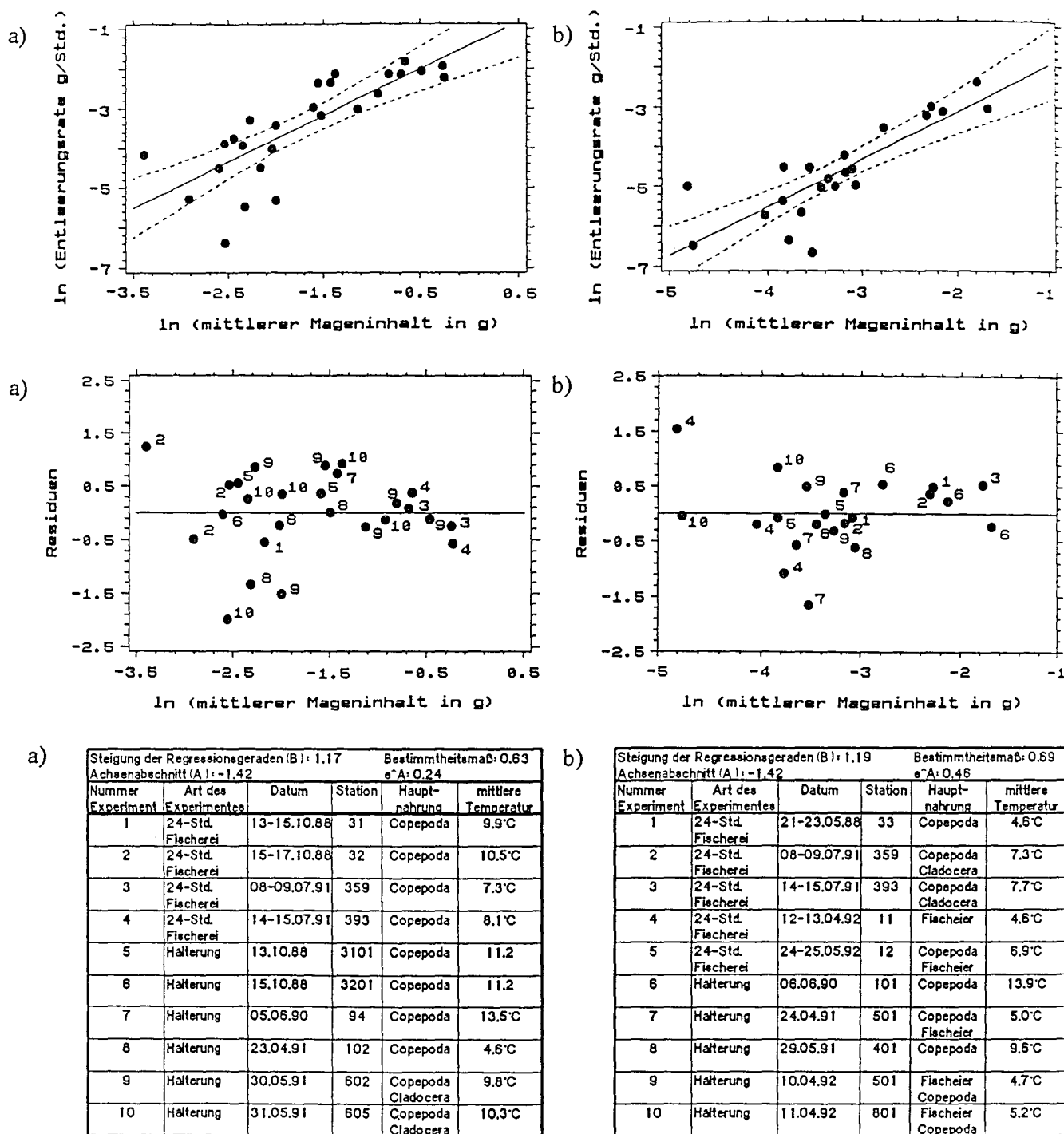


Abb. 80 Magenentleerung der Gesamt-Nahrung in Gewichtseinheiten in (a) Herings- und (b) Sprottmägen, dargestellt sind:

- Regressionsgeraden (mit 95% Vertrauensbereichen) der logarithmierten Entleerungsraten (g/Std.) in Abhängigkeit der zugehörigen logarithmierten mittleren Mageninhalte (g/Magen)
- Residuen gegen logarithmierte mittlere Mageninhalte mit Zuordnung zu den verschiedenen 24-Std. Fischereien und Experimenten
- Steigung der Regressionsgeraden (Exponent B des allgemeinen Modelles der Magenentleerung), Achsenabschnitt (A) und e^A (Konstante R des Modelles) und Bestimmtheitsmaß der Regression
- Hauptbestandteile der Nahrung während der 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente sowie mittlere Umgebungstemperaturen.

inhalten festgestellt, während bei hohen Mageninhalten hauptsächlich positive Residuen auftraten. Dies erklärt sich durch den Einfluß einer außergewöhnlich hohen Entleerungsrate bei einem sehr geringen Mageninhalt (24-Std. Fischerei im April 1992) auf die Steigung der Regression. Im Gegensatz zu den Ergebnissen für Fischeier in Anzahlen waren für die Gesamt-Mageninhalte positive und negative Residuen gleichmäßig auf 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente verteilt.

Als Ergebnis der Regressionsanalysen zeigte sich für beide Fischarten eine ähnliche, konkave Entleerungskurve für die Gesamt-Mageninhalte mit abfallender negativer Steigung, wobei die Abhängigkeit der Entleerungsrate vom Mageninhalt noch etwas ausgeprägter ist als im exponentiellen Fall. Für den Sprott ergab sich eine deutlich höhere Konstante R als beim Hering.

5.4.3 Verdauungszeiten

Die mittleren Anzahlen an Fischeiern, die in den 24-Std. Fischereien nach Beendigung der Nahrungsaufnahme und den Hälterungsexperimenten zu den einzelnen Zeitpunkten in den Mägen gefunden wurden, sind in Abb. 81 als Prozentwert von der Ausgangsmenge gegen die verstrichene Verdauungszeit aufgetragen. Die linearen Regressionen wurden für einen festen Achsenabschnitt von 100% berechnet.

Für den Hering ergab sich bei einer Steigung von -14.2, d.h. einer relativen Verdauungsrate vom 14.2% pro Std., eine Gesamt-Verdauungszeit von Fischeiern von 7.04 Stunden. Der erklärte Anteil der Varianz lag bei 48%. Dieser relativ geringe Anteil erklärt sich aus der Tatsache, daß drei hohe prozentuale Abnahmen zu Beginn des Hälterungsexperimentes im Juni 1990 und im Mai 1991 (Stat. 602) hohe negative Residuen zur Folge hatten. Weiterhin wurde in der berücksichtigten 24-Std. Fischerei aus dem Juli 1991 noch nach 9.75 Std. ein Median > 0 festgestellt. Damit lag der Wert um 44% über der Regressionsgeraden.

Für den Sprott ergab sich aus der Steigung der Regressionsgerade eine relative Verdauungsrate von 22.0% pro Std., was einer Gesamt-Verdauungszeit von 4.55 Std. entspricht. Das Bestimmtheitsmaß der Regression ist mit 0.21 niedrig. Innerhalb der ersten 4 Std. nach Beginn der berücksichtigten Verdauungsperiode lagen, mit einer Ausnahme, alle Werte unterhalb der Regressionsgeraden. Die prozentualen Abnahmen der Eianzahlen waren in den ersten 2 Std. in allen Hälterungsexperimenten (Ausnahme: 1. Experiment im April 1992) und in zwei weiteren 24-Std. Fischereien um mehr als 25% höher als die bestimmte mittlere Abnahmerate von 22% pro Stunde. Im weiteren Verlauf wurden zwar schon nach 3 bis 4.5 Std. Verdauungszeit in 7 von 8 Fällen weniger als 20% der Ausgangsmenge an Fischeiern in den Mägen gefunden, aber in 3 von 5 der einen längeren Zeitraum abdeckenden 24-Std. Fischereien war der Median auch nach 5.5 bis 6 Std. noch > 0 . Weiterhin konnten in allen über einen ausreichend langen Zeitraum durchgeführten 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente einzelne Fischeier auch nach 8 bis 10 Std. noch identifiziert werden.

Die beiden in Kapitel 5.4.1 beschriebenen Hälterungsexperimente aus dem August 1991 (Abb. 77) eignen sich nicht zur Schätzung von Verdauungszeiten von Fisch-

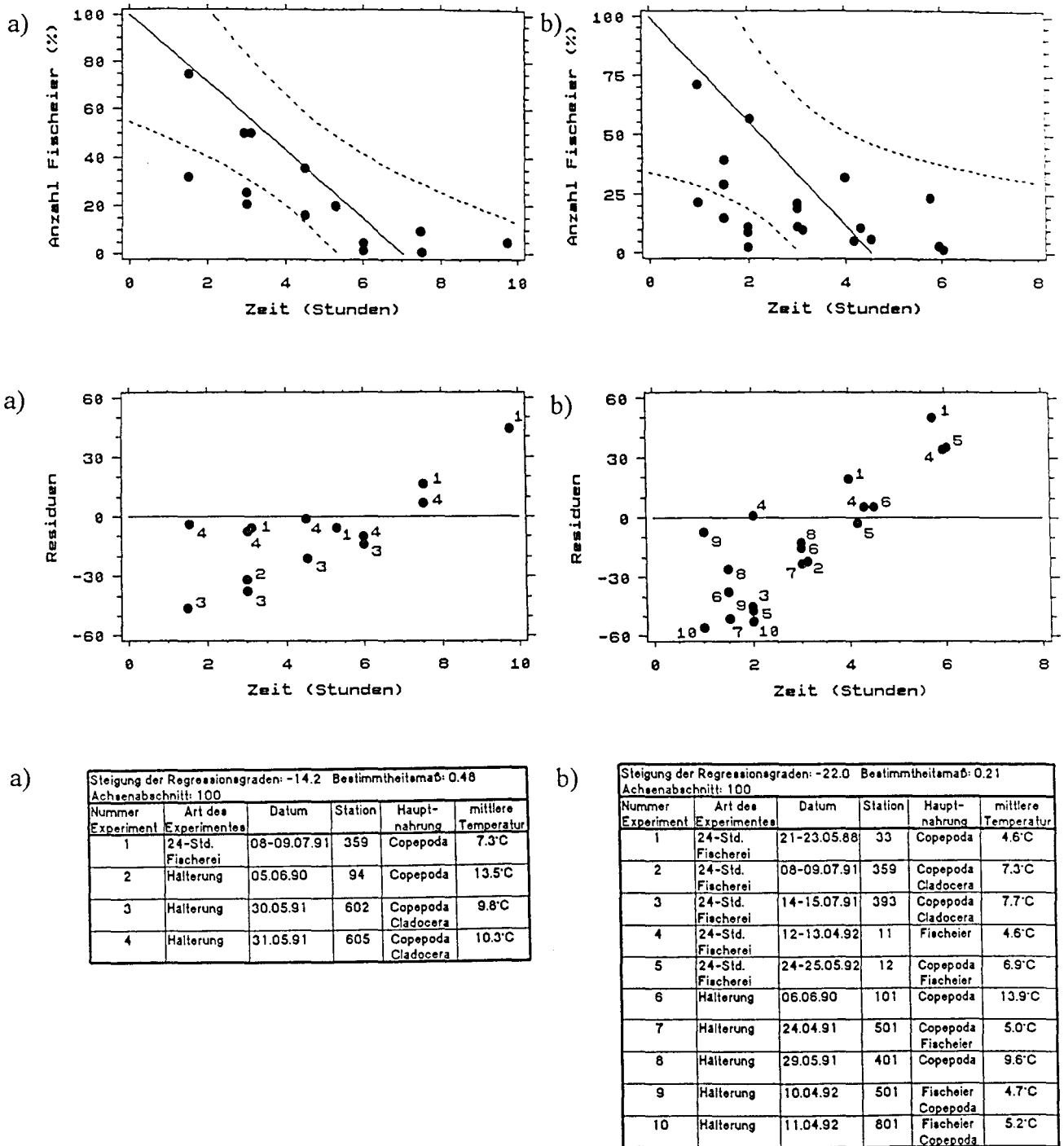
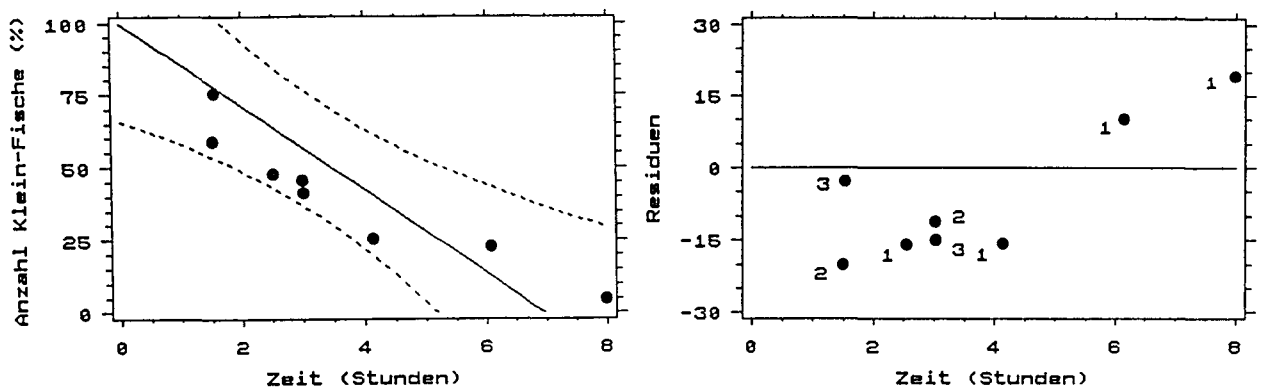


Abb. 81 Verdauungszeit von Fischeiern in (a) Herings- und (b) Sprottmägen, dargestellt sind:

- Regressionsgeraden (mit 95% Vertrauensbereichen) der prozentualen Anteile noch vorhandener Anzahlen an Fischeiern in Abhängigkeit von der Verdauungszeit (Std.)
- Residuen gegen Verdauungszeit mit Zuordnung zu den verschiedenen 24-Std. Fischereien und Experimenten
- Steigung der Regressionsgeraden, Achsenabschnitt und Bestimmtheitsmaß der Regression
- Hauptbestandteile der Nahrung während der 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente sowie mittlere Umgebungstemperaturen.

larven in Heringsmägen nach der für Fischeier dargestellten Methode, da aufgrund der schnellen Verdauung nur jeweils ein Intervall zur Verfügung steht. Ausgehend von der Annahme, daß die Verdauungsverzögerung auch bei Fischlarven ca. 1.5 Std. beträgt und der Tatsache, daß nach 4.5 Std. in beiden Experimente keine Larven mehr identifiziert wurden, ergeben sich Verdauungszeiten in der Größenordnung von 1.5-3 Stunden. Da sich die Larven in den beiden Experimenten schon beim Besatz der Halterung in einem fortgeschrittenen Verdauungszustand befanden und die Temperatur mit 17.5°C sehr hoch war, kann von einer überdurchschnittlich schnellen Verdauung in den beiden Experimenten ausgegangen werden. Allerdings handelte es sich bei den Larven ausschließlich um relativ große Exemplare (≥ 5 mm). Die Verdauungszeit von frisch geschlüpften, relativ kleinen Larven ist vermutlich kürzer, vor allem in Sprottmägen, die eine insgesamt höhere Verdauungsgeschwindigkeit als Heringe aufweisen (siehe Fischeier). Im Hinblick auf diese Unsicherheiten wurde für beide Räuberarten von einer mittleren Verdauungszeit von 2 Std. ausgegangen und alternativ mit Schätzwerten von 1 und 3 Std., als wahrscheinliche Unter- und Obergrenzen der Verdauungszeiten, tägliche Nahrungsrations berechnet.

Die lineare Regression der relativen Restmenge an Klein-Fischen in Heringsmägen in Abhängigkeit von der verstrichenen Verdauungszeit ist in Abb. 82 dargestellt.



Steigung der Regressionsgeraden: -14.3 Bestimmtheitsmaß: 0.70					
Achsenabschnitt: 100					
Nummer	Art des Experimentes	Datum	Station	Hauptnahrung	mittlere Temperatur
1	Halterung	14.08.91	701	Copepoda Cladocera	17.5°C
2	Halterung	15.08.91	1701	Copepoda Cladocera	17.5°C
3	24-Std. Fischerei	27.09.88	3	Mysidacea Klein-Fische	7.5°C

Abb. 82 Verdauungszeit von Klein-Fischen in Heringsmägen:

- Regressionsgerade (mit 95% Vertrauensbereichen) der prozentualen Anteile noch vorhandener Anzahlen an Klein-Fischen in Abhängigkeit von der Verdauungszeit (Std.)
- Residuen gegen Verdauungszeit mit Zuordnung zur 24-Std. Fischerei und Experimenten
- Steigung der Regressionsgeraden, Achsenabschnitt und Bestimmtheitsmaß der Regression
- Hauptbestandteile der Nahrung während der 24-Std. Fischereien und Halterungsexperimente sowie mittlere Umgebungstemperaturen.

Aus der Steigung der Regressionsgeraden läßt sich eine Verdauungsrate von 14.3% pro Std. und eine mittlere Gesamt-Verdauungszeit von 7.00 Std. ableiten. Dies entspricht der für Fischeier in Heringsmägen festgestellten mittleren Verdauungszeit. Die Regression weist mit 0.70 ein relativ hohes Bestimmtheitsmaß auf, beinhaltet aber nur 8 Datenpaare. In den ersten 5 Std. lagen sämtliche Datenpunkte unterhalb der durch einen Achsenabschnitt von 100% gezwungenen Regressionsgeraden. Allerdings waren die Residuen mit einer maximalen Abweichung von 15% insgesamt gering. Die mittlere Verdauungszeit von 7.00 Std. wird im wesentlichen durch die prozentualen Anteile noch vorhandener Fische 4 bis 8 Std. nach Beginn der Dauerstation im September 1988 bestimmt. Im Gegensatz zu den beiden Hälterungsexperimenten, die bei 17.5°C durchgeführt wurden, bezieht sich diese Dauerstation auf eine realistischere mittlere Umgebungstemperatur von 7.5°C.

5.4.4 Tägliche Nahrungsrationen

In Tab. 53 und 54 sind für Hering und Sprott täglich aufgenommenen Rationen an Fischeiern nach Methode 1 (nach Pennington (1985) unter Verwendung von Eianzahlen im allgemeinen Modell der Magenentleerung) und die zur Berechnung benötigten Zwischenergebnisse, wie die Dauer der Freßperiode, der mittlere Mageninhalt an Fischeiern und mittlere, mit dem Koeffizienten B der allgemeinen Entleerungsfunktion potenzierte Mageninhalte an Eianzahlen (S^B) für jeden Probennahmetermin dargestellt. Zusätzlich enthalten die Tabellen Informationen über die Anzahl abgedeckter Stationen und analysierter Mägen sowie die mittlere Länge und das mittlere Körpergewicht der Individuen in der Population im Bornholm Becken. Berücksichtigung fanden in den Tabellen nur Probennahmeterminen an denen wenigstens drei verschiedene Stationen im Bornholm Becken erfolgreich beprobt wurden.

Tab. 53 Tagesration eines Herings an Fischeiern: Mittlere Anzahl täglich konsumierter Fischeier basierend auf dem mittleren S^B -Wert der Eianzahlen (dargestellt mit Standardfehler) und der Dauer der Freßperiode (Methode 1) für die berücksichtigten Probennahmeterminen, zusätzliche Information: Anzahl abgedeckter Stationen und analysierter Mägen sowie mittlere Länge und Körpergewicht der Heringe in der Population im Bornholm Becken.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Mittlere Länge (cm)	Mittleres Gewicht (g)	Dauer der Freßperiode (Stunden)	Fischeier in Anzahlen		
						S^B	Standardfehler	Tagesration
März 1988	12	598	20.8	76.5	11.90	5.77	0.39	40.0
April 1991	7	283	19.6	58.0	14.15	7.14	0.68	58.0
Mai 1991	12	474	21.8	62.0	16.17	16.30	1.14	151.7
Juni 1990	12	562	23.4	81.8	17.32	6.99	0.61	68.6
Juli 1987	3	148	24.5	95.5	16.87	2.59	0.21	24.4
Juli 1988	8	233	23.6	97.8	16.87	3.13	0.30	29.7
Juli 1991	15	473	21.4	64.4	16.87	7.32	0.78	70.6
August 1988	4	165	22.7	71.1	15.10	2.16	0.41	18.6
August 1991	11	461	21.3	68.4	15.10	1.24	0.13	10.6

Die berechneten individuellen Nahrungsrationen von Heringen lagen bei 11-152 Eiern pro Tag (Tab. 53), wobei minimale Werte von < 20 Eiern pro Tag im August 1988 und 1991 auftraten. Konsumierte Anzahlen von < 30 Eiern pro Tag wurden für den Juli 1987 und 1988 errechnet, während Rationen ≥ 40 -71 Eier pro Tag für alle anderen Termine bestimmt wurden. Die maximale Tagesration wurde für den Mai 1992 ermittelt (152 Eiern pro Tag).

Für den Sprott ergaben sich entsprechend dem höheren Exponenten B von 1.09 (im Vergleich zu 0.85 beim Hering) bei vergleichbaren mittleren Mageninhalten an Eianzahlen (vergleiche Tab. 17 und 18) Tagesrationen, die deutlich über den Rationen der Heringe lagen (Tab. 54). Ausnahmen waren die minimalen Werte von < 1 Ei pro Tag im August. Eine mittlere Ration von 49 Eiern pro Tag wurden für den März 1988 geschätzt, während zu allen anderen Probennahmeterminen die Werte mit > 141 Eiern pro Tag deutlich höher waren. Maximale Anzahlen wurden für Mai/Juni 1990 berechnet (669 Eier pro Tag).

Tab. 54 Tagesration einer Sprotte an Fischeiern: Mittlere Anzahl täglich konsumierter Fischeier basierend auf dem mittleren S^B -Wert der Eianzahlen (dargestellt mit Standardfehler) und der Dauer der Freßperiode (Methode 1) für die berücksichtigten Probennahmeterminen, zusätzliche Information: Anzahl abgedeckter Stationen und analysierter Mägen sowie mittlere Länge und Körpergewicht der Sprotten in der Population.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Mittlere Länge (cm)	Mittleres Gewicht (g)	Dauer der Freßperiode (Stunden)	Fischeier in Anzahlen		
						S^B	Standardfehler	Tagesration
März 1988	11	528	13.5	16.0	11.90	8.38	1.35	48.5
April 1988	1	200	13.7	15.3	14.15	40.68	5.59	271.5
April 1991	9	355	13.7	14.7	14.15	42.71	5.58	284.6
Mai 1991	14	526	13.9	18.0	16.17	46.95	5.09	352.5
Juni 1990	12	506	13.7	18.1	17.32	83.93	7.46	669.1
Juli 1991	14	535	13.8	17.0	16.87	17.97	1.70	141.6
August 1988	3	86	14.1	17.8	15.10	0.09	0.06	0.7
August 1991	11	326	14.1	16.3	15.10	0.06	0.02	0.4

Die Tab. 55 und 56 enthalten die auf Basis von Entleerungsraten des Gesamt-Mageninhaltes bestimmten täglichen Nahrungsrationen an Fischeiern in Anzahlen (Methode 2). Zusätzlich sind Zwischenergebnisse, wie die mittleren S^B Werte, die mittleren Gesamt-Mageninhalte, die täglichen Nahrungsrationen in Gewichtseinheiten (auch als prozentuale Anteile am Körpergewicht) aufgeführt.

Für den Hering ergaben sich bei einem Exponenten B von 1.17 individuelle Gesamt-Tagesrationen von 0.33-3.78 g, wobei die geringste Tagesration im März 1988 festgestellt wurde. Relativ geringe Tagesrationen von 0.76 und 0.71 g wurden für den April 1991 und den August 1988 berechnet. Hohe Tagesrationen von 1.96-3.78 g ergaben sich in den Monaten Juni/Juli, während mittlere Werte von 1.17 und 1.52 g für den Mai und August 1991 bestimmt wurden.

Tab. 55 Tagesration eines Herings in Gewichtseinheiten und an Fischeiern: Mittlere pro Tag konsumierte Biomasse (in g bzw. als prozentualer Anteil am Körpergewicht) basierend auf dem mittleren S^B -Wert des Gesamt-Mageninhaltes (dargestellt mit Standardfehler) und der Dauer der Freßperiode sowie mittlere Anzahl täglich konsumierter Fischeier (Methode 2) basierend auf der Tagesration und dem mittleren Mageninhalt in Gewichtseinheiten sowie der mittleren Anzahl an Fischeiern in den Mägen (dargestellt jeweils mit Standardfehler) für die berücksichtigte Probennahmetermine.

Monat/Jahr	Dauer der Freßperiode (Stunden)	Gesamt-Mageninhalt (g)			Standardfehler	Tagesration	Ration in % Körpergewicht	Fischeier		
		Mittelwert	Standardfehler	S^B				mittlere Anzahl	Standardfehler	Tagesration
März 1988	11.90	0.107	0.010	0.094	0.010	0.332	0.4	9.44	0.76	29.4
April 1991	14.15	0.209	0.011	0.185	0.011	0.756	1.3	11.68	1.22	42.4
Mai 1991	16.17	0.363	0.013	0.334	0.014	1.521	2.5	31.53	2.70	132.0
Juni 1990	17.32	0.488	0.013	0.463	0.014	2.226	2.7	11.86	1.34	54.1
Juli 1987	16.87	0.789	0.043	0.813	0.051	3.780	4.0	3.38	0.31	16.2
Juli 1988	16.87	0.446	0.018	0.417	0.019	1.964	2.0	4.48	0.51	19.7
Juli 1991	16.87	0.535	0.014	0.513	0.015	2.408	3.7	13.53	1.80	60.9
August 1988	15.10	0.191	0.015	0.164	0.014	0.711	1.0	3.35	0.74	12.5
August 1991	15.10	0.303	0.011	0.272	0.011	1.171	1.7	1.72	0.21	6.6

Die festgestellte Saisonalität in den Tagesrationen der Heringe ist an eine Zunahme der mittleren Längen von 19.6-20.8 cm im März/April auf 21.3-24.5 cm im Juli/August gekoppelt. Trotzdem ließ sich auch für die Tagesrationen als prozentualer Anteil des Körpergewichtes ein deutlicher saisonaler Freßrhythmus mit geringen Werten von 0.4 und 1.3% im März/April, mittleren und hohen Werten von 2.0-4.0% von Mai bis Juli und abnehmende Werten von 1.0 und 1.7% im August feststellen. Für den Sprott wurden die geringsten individuellen Gesamt-Tagesrationen von 0.13-0.23 g ebenfalls im März/April ermittelt (Tab. 56). Höhere Tagesrationen von 0.47-0.68 g traten im Mai/Juni und August auf. Die höchste Tagesration wurde mit 1.02 g im Juli 1991 bestimmt.

Tab. 56 Tagesration einer Sprotte in Gewichtseinheiten und an Fischeiern: Mittlere pro Tag konsumierte Biomasse (in g bzw. als prozentualer Anteil am Körpergewicht) basierend auf dem mittleren S^B -Wert des Gesamt-Mageninhaltes (dargestellt mit Standardfehler) und der Dauer der Freßperiode sowie mittlere Anzahl täglich konsumierter Fischeier (Methode 2) basierend auf der Tagesration und dem mittleren Mageninhalt in Gewichtseinheiten sowie der mittleren Anzahl an Fischeiern in den Mägen (dargestellt jeweils mit Standardfehler) für die berücksichtigte Probennahmetermine.

Monat/Jahr	Dauer der Freßperiode (Stunden)	Gesamt-Mageninhalt (g)			Standardfehler	Tagesration	Ration in % Körpergewicht	Fischeier		
		Mittelwert	Standardfehler	S^B				mittlere Anzahl	Standardfehler	Tagesration
März 1988	11.90	0.028	0.003	0.018	0.002	0.125	0.8	6.16	0.91	27.6
April 1988	14.15	0.033	0.004	0.022	0.003	0.177	1.2	27.70	3.65	147.4
April 1991	14.15	0.043	0.004	0.029	0.003	0.229	1.6	28.67	3.52	151.7
Mai 1991	16.17	0.088	0.004	0.063	0.003	0.554	3.1	31.43	3.11	197.0
Juni 1990	17.32	0.082	0.004	0.059	0.003	0.549	3.0	54.84	4.39	368.8
Juli 1991	16.87	0.145	0.006	0.113	0.006	1.016	6.0	13.36	1.14	93.3
August 1988	15.10	0.078	0.012	0.056	0.010	0.465	2.6	0.09	0.05	0.5
August 1991	15.10	0.113	0.004	0.082	0.003	0.676	4.2	0.06	0.02	0.3

Die Tagesrationen von Sprotten als prozentualer Anteil am Körpergewicht lagen zu Beginn der Laichsaison von Dorsch und Sprott im März und April bei 0.8-1.6% und stiegen in den Monaten Mai-Juli auf 3.0-6.0%. Im Gegensatz zum Hering ließ sich für den August kein deutlicher Abfall in der relativen Tagesration erkennen (2.6 und 4.2%).

Die aus den Verhältnissen von Gesamt-Tagesrationen zu mittleren Mageninhalten in Gewichtseinheiten für den Hering berechneten Tagesrationen an Eizahlen (Methode 2) folgen dem bereits in Tab. 53 dargestellten saisonalen Verlauf. Geringste Tagesrationen wurden für den August berechnet. Relativ geringe Rationen traten weiterhin im Juli 1987 und 1988 auf, während der maximale Wert für den Mai 1991 bestimmt wurde (Tab. 55).

Für Sprotten zeigten sich ebenfalls geringste Rationen zu beiden August-Terminen, eine relativ geringe Ration im März 1988 und ein maximaler Wert im Mai/Juni 1990 (Tab. 56).

Die auf der Basis von mittleren Verdauungszeiten von Fischeiern bestimmten Tagesrationen von Heringen an Fischeiern (Methode 3) sind zusammen mit den nach Methode 1 und 2 berechneten täglichen Rationen für die berücksichtigten Termine in Tab. 57 dargestellt. Die Methode 1 lieferte für alle Termine die höchsten Tagesrationen. Die nach Methode 2 berechneten Werte lagen 13-38% niedriger, wobei die höchsten prozentualen Abweichungen bei niedrigen täglichen Rationen auftraten. Die nach Methode 3 bestimmten Tagesrationen an Eiern lagen 52-67% unter den nach Methode 1 geschätzten Werten. Auch hier zeigten sich die größten Abweichungen bei geringen Rationen. Im Mittel lieferte für den Hering Methode 2 um 27% und Methode 3 um 60% niedrigere Tagesrationen an Fischeiern im Vergleich zu Methode 1.

Tab. 57 Tagesration eines Herings an Fischeiern: Vergleich der mit verschiedenen Methoden bestimmten täglich konsumierten Anzahlen an Fischeiern.

Monat/Jahr	Tagesration an Fischeiern in Anzahlen		
	Methode 1	Methode 2	Methode 3
März 1988	40.0	29.4	15.9
April 1991	58.0	42.4	23.5
Mai 1991	151.7	132.0	72.4
Juni 1990	68.6	54.1	29.2
Juli 1987	24.4	16.2	8.1
Juli 1988	29.7	19.7	10.7
Juli 1991	70.6	60.9	32.4
August 1988	18.6	12.5	7.2
August 1991	10.6	6.6	3.7



Für den Sprott ergaben sich, wie beim Hering, höchste Tagesrationen an Fischeiern nach Methode 1 und geringste Rationen bei der Berechnung nach Methode 3 (Tab. 58). Die nach Methode 2 geschätzten Rationen lagen 22-47% unter den Werten nach Methode 1. Die entsprechenden negativen Abweichungen für Methode 3 waren 57-

69%. Im Gegensatz zum Hering waren die Abweichungen allerdings jeweils bei niedrigen Tagesrationen im Monat August am geringsten. Im Mittel waren für den Sprott die nach Methode 2 und 3 berechneten Rationen an Fischeiern um 38 und 65% niedriger als die mittels Methode 1 bestimmten Werte.

Tab. 58 Tagesration einer Sprotte an Fischeiern: Vergleich der mit verschiedenen Methoden bestimmten täglich konsumierten Anzahlen an Fischeiern.

Monat/Jahr	Tagesration an Fischeiern in Anzahlen		
	Methode 1	Methode 2	Methode 3
März 1988	48.5	27.6	16.2
April 1988	271.5	147.4	86.5
April 1991	284.6	151.7	89.5
Mai 1991	352.5	197.0	112.2
Juni 1990	669.1	368.8	209.7
Juli 1991	141.6	93.3	49.8
August 1988	0.7	0.5	0.3
August 1991	0.4	0.3	0.2

In Tab. 59 sind die nach Methode 1 bis 3 berechneten Tagesrationen des Herings an Dorsch-, Sprott-, Flunder- und Seequappeneiern aufgeführt. Unabhängig von der gewählten Methode zur Abschätzung ergaben sich für den Hering niedrige Tagesrationen an Dorscheiern zu Beginn und in den letzten Monaten der Laichzeit des Dorsches. Hohe Tagesrationen wurden im Mai/Juni 1990 und 1991 sowie im Juli 1991 berechnet. Vergleichbar hohe Tagesrationen an Sprotteiern wurden für den April 1991 und den Mai/Juni 1990 und 1991 ermittelt. Niedrige Rationen an Sprotteiern traten zu Beginn (März) und am Ende der Laichzeit der Sprotten (Juli/August) auf. Mit Ausnahme des März und August 1988, wo Heringe relativ hohe Tagesrationen an Flunder- bzw. Seequappeneiern aufwiesen, waren die Rationen an Eiern anderer Arten zu allen Terminen gering.

Tab. 59 Tagesration eines Herings an Fischeiern unterschiedlicher Arten: Vergleich der mittels Methode 1, 2 und 3 bestimmten täglich konsumierten Anzahlen an Eiern von Dorsch, Sprott, Flunder und Seequappe.

Monat/Jahr	Methode 1				Methode 2				Methode 3			
	Dorsch	Sprott	Flunder	Seequappe	Dorsch	Sprott	Flunder	Seequappe	Dorsch	Sprott	Flunder	Seequappe
März 1988	12.2	8.5	16.3	3.0	9.0	6.3	12.0	2.2	4.9	3.4	6.5	1.2
April 1991	14.6	37.0	5.3	1.0	10.7	27.0	3.9	0.7	5.9	15.0	2.2	0.4
Mai 1991	43.5	106.9	0.9	0.5	37.8	93.0	0.7	0.4	20.8	51.0	0.4	0.2
Juni 1990	30.7	34.9	2.9	0.1	24.2	27.5	2.3	0.0	13.1	14.8	1.2	0.0
Juli 1987	13.6	4.0	0.0	6.8	9.0	2.7	0.0	4.5	4.5	1.3	0.0	2.3
Juli 1988	17.7	8.6	0.0	3.3	11.7	5.7	0.0	2.2	6.4	3.1	0.0	1.2
Juli 1991	58.1	11.8	0.0	0.7	50.1	10.2	0.0	0.6	26.7	5.4	0.0	0.3
August 1988	4.5	0.0	0.0	14.1	3.0	0.0	0.0	9.5	1.7	0.0	0.0	5.5
August 1991	10.4	0.1	0.0	0.1	6.5	0.1	0.0	0.1	3.6	0.0	0.0	0.0

Die von Sprotten konsumierten Tagesrationen an Dorscheiern waren hoch im April 1988, April bis Juli 1991 sowie Mai/Juni 1990 (Tab. 60). Wie beim Hering war die Tagesration im März 1988 gering. Im Gegensatz zum Hering wurden von den untersuchten Sprotten im August 1988 und 1991 überhaupt keine Dorscheier mehr aufgenommen. Maximale Tagesrationen an Sprotteiern wurden für den Mai/Juni 1990 berechnet. Aber auch die hohen Rationen im April und Mai 1991 lagen deutlich höher als die entsprechenden Werte beim Hering und im Juli 1991 war die Tagesration im Gegensatz zum Hering ebenfalls noch relativ hoch. Geringe Tagesrationen an Sprotteiern wurden für den März und April 1988 sowie die August Termine ermittelt. Hohe Rationen an anderen Eiern (Flunder) wurden für den März 1988 und den April 1991 geschätzt und auch in anderen Monaten wurden Flunder- oder Seequappeneier in geringen bis mittleren Mengen konsumiert.

Tab. 60 Tagesration einer Sprotte an Fischeiern unterschiedlicher Arten: Vergleich der mittels Methode 1, 2 und 3 bestimmten täglich konsumierten Anzahlen an Eiern von Dorsch, Sprott, Flunder und Seequappe.

Monat/Jahr	Methode 1				Methode 2				Methode 3			
	Dorsch	Sprott	Flunder	See-quappe	Dorsch	Sprott	Flunder	See-quappe	Dorsch	Sprott	Flunder	See-quappe
März 1988	7.8	2.0	36.8	1.9	4.4	1.2	20.9	1.1	2.6	0.7	12.3	0.6
April 1988	252.5	0.0	0.0	19.1	137.1	0.0	0.0	10.4	80.5	0.0	0.0	6.1
April 1991	33.4	171.1	66.6	13.4	17.8	91.2	35.5	7.2	10.5	53.8	21.0	4.2
Mai 1991	84.7	233.3	20.1	14.3	47.4	130.4	11.3	8.0	27.0	74.2	6.4	4.6
Juni 1990	48.6	600.0	20.6	0.0	26.8	330.7	11.3	0.0	15.2	188.0	6.4	0.0
Juli 1991	49.8	80.7	0.0	11.1	32.8	53.2	0.0	7.3	17.5	28.4	0.0	3.9
August 1988	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
August 1991	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.2

Die für den Hering geschätzten individuellen Tagesrationen an Fischlarven sind in Abhängigkeit von der mittleren Verdauungszeit von 1, 2 und 3 Stunden für jeden berücksichtigten Probennahmetermin in Tab. 61 aufgeführt. Die Tabelle enthält weiterhin die unter der Annahme einer mittleren Verdauungszeit von 2 Std. berechneten Rationen an Dorsch-, Sprott- und Flunderlarven sowie Begleitinformationen zur Probennahme.

Bedingt durch die Methode der Abschätzung sind die Tagesrationen basierend auf 2 und 3 Std. Verdauungszeit 50 und 33% der für 1 Std. berechneten Werte. Bei einer mittleren Verdauungszeit von 2 Std. lagen die geschätzten maximalen Rationen im August 1991, Mai/Juni 1990 und im März 1988 bei 2.2, 0.5 und 0.3 Fischlarven pro Tag. Zu allen anderen Terminen waren die Werte mit < 0.1 Larven pro Tag deutlich geringer. Unabhängig vom Probennahmetermin wurden für Sprottlarven die höchsten Rationen bestimmt, wobei im August 1991 maximal 2 Exemplare pro Tag konsumiert wurden. Die höchste Tagesration an Dorschlarven wurde mit 0.3 Larven pro Tag ebenfalls für den August 1991 berechnet.

Tab. 61 Tagesration eines Herings an Fischlarven: Mittlere Anzahl täglich konsumierter Fischlarven basierend auf mittleren Mageninhalten, Dauer der Freßperiode und mittleren Verdauungszeiten von 1, 2 und 3 Stunden sowie resultierende Tagesration an Dorsch-, Sprott- und Flunderlarven (Verdauungszeit: 2 Std.) für die berücksichtigten Probennahmeterminale.

Monat/Jahr	Dauer der Freßperiode (Stunden)	mittlere Anzahl Larven	Tagesration an Fischlarven in Anzahlen					
			mittlere Verdauungszeit			Verdauungszeit: 2 Std.		
			1 Std.	2 Std.	3 Std.	Dorsch	Sprott	Flunder
März 1988	11.90	0.010	0.124	0.062	0.041	0.023	0.039	0
April 1991	14.15	0.002	0.028	0.014	0.009	0.001	0.010	0.003
Mai 1991	16.17	0.010	0.167	0.084	0.056	0	0.084	0
Juni 1990	17.32	0.054	0.926	0.463	0.309	0	0.463	0
Juli 1987	16.87	0.035	0.586	0.293	0.195	0.028	0.265	0
Juli 1988	16.87	0.001	0.012	0.006	0.004	0.001	0.005	0
Juli 1991	16.87	0.002	0.038	0.019	0.013	0.019	0	0
August 1988	15.10	0.006	0.085	0.043	0.028	0.005	0.039	0
August 1991	15.10	0.295	4.447	2.224	1.482	0.255	1.969	0

Die entsprechenden Informationen für den Sprott sind in der Tab. 62 aufgeführt. Unter Annahme einer Verdauungszeit von 2 Std. ergaben sich maximale Tagesrationen von 6.5 Fischlarven im Mai/Juni 1990. Weitere überdurchschnittliche Werte von 0.4 und 0.2 Larven pro Tag wurden für den März 1988 und Juli 1991 berechnet. Die Tagesrationen an Dorschlarven waren zu allen Zeitpunkten gering (< 0.1 Larven pro Tag), während die maximale Ration an Sprottlarven im Mai/Juni 1990 6.3 Larven pro Tag betrug.

Tab. 62 Tagesration einer Sprotte an Fischlarven: Mittlere Anzahl täglich konsumierter Fischlarven basierend auf mittleren Mageninhalten, Dauer der Freßperiode und mittleren Verdauungszeiten von 1, 2 und 3 Stunden sowie resultierende Tagesration an Dorsch-, Sprott- und Flunderlarven (Verdauungszeit: 2 Std.) für die berücksichtigten Probennahmeterminale.

Monat/Jahr	Dauer der Freßperiode (Stunden)	mittlere Anzahl Larven	Tagesration an Fischlarven in Anzahlen					
			mittlere Verdauungszeit			Verdauungszeit: 2 Std.		
			1 Std.	2 Std.	3 Std.	Dorsch	Sprott	Flunder
März 1988	11.90	0.061	0.721	0.360	0.240	0	0	0.360
April 1988	14.15	0.011	0.155	0.078	0.052	0.078	0	0
April 1991	14.15	0	0	0	0	0	0	0
Mai 1991	16.17	0.001	0.011	0.005	0.004	<0.001	0.005	0
Juni 1990	17.32	0.746	12.914	6.457	4.305	0.069	6.327	0.061
Juli 1991	16.87	0.030	0.385	0.193	0.128	0.048	0.145	0
August 1988	15.10	0	0	0	0	0	0	0
August 1991	15.10	0	0	0	0	0	0	0

Die von einzelnen Heringen pro Tag konsumierten Anzahlen an Klein-Fischen, abgeschätzt über eine mittlere Verdauungszeit von 7 Std., sind zusammen mit Begleitinformationen für jeden Probennahmemonat in Tab. 63 aufgeführt.

Insgesamt waren die Tagesrationen an Klein-Fischen geringer als an Fischlarven. Der höchste Wert im August 1991 betrug 0.12 Klein-Fische pro Tag. Davon waren 49% Jungfische des Dorsches, 33% 0-Gruppen Sprotten und 18% Grundeln. Während im

August 1988 lediglich 0-Gruppen Sprotten in den Mägen identifiziert werden konnten, beziehen sich die dargestellten täglichen Rationen im März 1988 und April 1991 ausschließlich auf Grundeln.

Tab. 63 Tagesration eines Herings an Klein-Fischen: Mittlere Anzahl täglich konsumierter Klein-Fische basierend auf mittleren Mageninhalten, Dauer der Freßperiode und einer mittleren Verdauungszeit von 7 Stunden. Tagesrationen an 0-Gruppen von Dorsch, Sprott und See- quappe sowie Grundeln, Anzahl abgedeckter Stationen und analysierter Mägen sowie mittlere Länge der Heringe in der Population im Bornholm Becken.

Monat/Jahr	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Mittlere Länge (cm)	Dauer der Freßperiode (Stunden)	mittlere Anzahl Fische	Tagesration an Klein-Fischen in Anzahlen				
						Total	Dorsch	Sprott	See- quappe	Grundel
März 1988	12	598	20.8	11.90	0.009	0.015	0	0	0	0.015
April 1991	7	283	19.6	14.15	0.042	0.084	0	0	0	0.084
Mai 1991	12	474	21.8	16.17	0.000	0.000	0	0	0	0
Juni 1990	12	562	23.4	17.32	0.000	0.000	0	0	0	0
Juli 1987	3	148	24.5	16.87	0.000	0.000	0	0	0	0
Juli 1988	8	233	23.6	16.87	0.000	0.000	0	0	0	0
Juli 1991	15	473	21.4	16.87	0.001	0.002	0	0	0.002	0
August 1988	4	165	22.7	15.10	0.007	0.014	0	0.014	0	0
August 1991	11	461	21.3	15.10	0.072	0.155	0.076	0.051	0	0.028
Oktober 1988	4	1202	15.6	10.55	0.002	0.002	0	0	0	0

5.4.5 Simulationsrechnungen

Die Ergebnisse einer Sensitivitätsanalyse der auf Verdauungszeiten beruhenden Methode 3 zur Abschätzung der Tagesrationen an Fischeiern (oder anderen Nahrungspartikeln) in ihrer Originalversion (Modell 1) und in der verwendeten, vereinfachten Version (Modell 2) sind den Abb. 83-85 zu entnehmen. Dabei wurden unter Annahme einer konstanten, linear- und exponentiell ansteigenden Freßrate und Verdauungszeiten von 2, 4, 6 und 8 Std. die zeitliche Entwicklung der Mageninhalte simuliert und aus den Modellen berechnete Tagesrationen mit der in der Simulation vorgegebenen Aufnahme an Fischeiern verglichen.

Bei einer konstanten Freßrate ergaben sich nach einem der Verdauungszeit entsprechenden Zeitraum, aufgrund von identischen Freß- und Verdauungsraten konstante Mageninhalte (Abb. 83). Bei einem Konsum von 5 Eiern pro Std. wurden im Verlauf der Freßperiode insgesamt 60 Eier aufgenommen. Unabhängig von der angenommenen Verdauungszeit schätzte das Modell in seiner Originalform (Modell 1) exakt die Tagesration. Die vereinfachte Version (Modell 2) unterschätzte die Tagesration bei einer Verdauungszeit, die das Intervall der Probennahme überschreitet. Die Unterschätzung erhöhte sich, bei einer Verlängerung der Verdauungszeit um 2 Std., jeweils um die während einer Stunde aufgenommenen Anzahl an Eiern. Bei einer konstanten Rate der Nahrungsaufnahme bis 9 Std. nach Beginn der Freßperiode und anschließender Einstellung der Nahrungsaufnahme, zeigte das Modell 1 bei zunehmenden Verdauungszeiten ansteigende Überschätzungen von 11-18%. Das Modell 2 wies im Gegen-

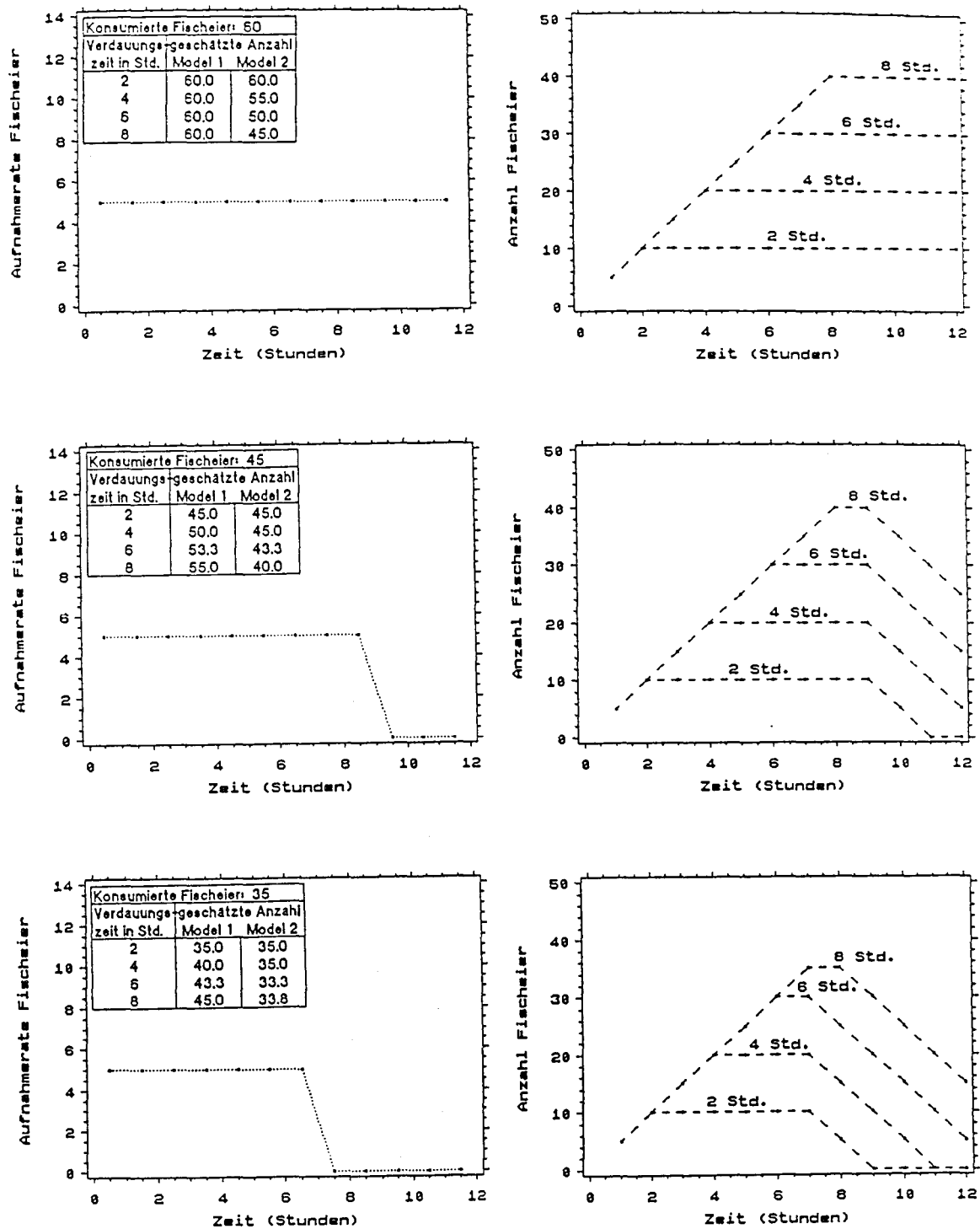


Abb. 83 Sensitivitätsanalyse der auf Verdauungszeiten beruhenden Methode zur Abschätzung von Tagesrationen: Mageninhalt an Fischeianzahlen im Verlauf einer Freßperiode (12 Std. Dauer) bei Annahme einer konstanten Aufnahme rate (5 Eier/Std. über die gesamten 12 Std. und in den ersten 9 bzw. 6 Std. mit anschließender Einstellung der Nahrungsaufnahme) und mittleren Verdauungszeiten von 2, 4, 6 und 8 Std., Vergleich von insgesamt gefressenen Eianzahlen und geschätzten Tagesrationen durch die Methode in ihrer Originalform (Modell 1) und in ihrer vereinfachten Version (Modell 2).

satz dazu erst bei 6 und 8 Std. Verdauungszeit Unterschätzungen von 4-11% auf. Die Simulationsrechnungen mit einer konstanten Freßrate bis zur Hälfte der Freßperiode und anschließender Einstellung der Nahrungsaufnahme erbrachten Überschätzungen der täglichen Rationen von 14-29% mit dem Modell 1 und lediglich geringe Abweichungen von < 5% mit dem Modell 2.

Bei einer um 1 Ei pro Std. linear ansteigenden Freßrate (Abb. 84) ergab sich eine Tagesration von 78 Eiern, die von beiden Modellen nur bei einer Verdauungszeit, die genau dem Probennahmeintervall entspricht, exakt geschätzt wurde. In der Original-Version wurde die Tagesration bei einer Verdauungszeit von 4 Std. um 10%, bei höheren Verdauungszeiten um 15% unterschätzt. Die vereinfachte Version zeigte deutliche größere Unterschätzungen von 15-39%. Eine linear ansteigende und nach 9 Std. linear abfallende Freßrate führte zu sehr geringen negativen Abweichungen der mit Modell 1 geschätzten Tagesrationen (5-7%), während das Modell 2 in deutlich höheren Unterschätzungen von 20-33% resultierte. Ein linearer Anstieg der Aufnahme rate in den ersten 6 Std. und ein anschließender linearer Abfall resultierte in Überschätzungen der Tagesration um 5-17% (Modell 1) und Unterschätzungen um 7-20% (Modell 2).

Bei einer parabelförmigen Zunahme der Freßrate (Funktion x^2 mit einem um 1 Ei pro Std. linear ansteigenden x) und einer resultierenden Tagesration von 650 Eiern (Abb. 85) zeigte das Modell 1 erneut zunehmende Unterschätzungen von 18-30% bei Verdauungszeiten von 4-8 Stunden. Für das Modell 2 wurden deutlich höhere negative Abweichungen von 20-49% festgestellt. Exakte Schätzungen lieferten beide Modelle, wie in allen Simulationsläufen, lediglich bei identischer Verdauungszeit und Probennahmeintervall. Bei einer parabelförmig ansteigenden und nach 9 Std. parabelförmig abfallenden Freßrate waren die Unterschätzungen mit 9-15% für das Modell 1 und 24-41% für das Modell 2 deutlich höher als im Fall des linear ansteigenden Verlaufes der Aufnahme rate. Bei einem parabelförmigen Anstieg innerhalb der ersten 6 Std. und einem anschließenden entsprechenden Abfall ergaben sich Überschätzungen von 5-28% (Modell 1) und Unterschätzungen von 3-17% (Modell 2).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß lediglich bei einer im gesamten Verlauf der Freßperiode konstanten Freßrate die Original-Version (Modell 1) exakte Schätzungen der Tagesration unabhängig von der Verdauungszeit liefert. Das zur Schätzung der Tagesration von Fischeiern, Larven und Klein-Fischen verwendete Modell 2 zeigte dabei eine mit ansteigender Verdauungszeit zunehmende Unterschätzung der täglichen Rationen. Dieser Zusammenhang konnte bei beiden Modellen sowohl bei linear als auch parabelförmig ansteigenden Freßraten beobachtet werden. Hierbei zeigte das Modell 2 immer die größten Abweichungen (10-30% gegenüber 15-49%). Bei einem linearen- bzw. parabelförmigen Abfall der Freßrate nach 9 Std. ergaben sich in allen Fällen geringere prozentuale negative Abweichungen für das Modell 1 (5-15%). Allerdings wurden auch für das Modell 2 abnehmende Unterschätzungen bei höheren Verdauungszeiten festgestellt (20-41%). Der entsprechende Verlauf der Freßraten mit einem Maximum nach 6 Std. zeigte relativ hohe Überschätzungen durch das Modell 1 (5-28%) und geringere Unterschätzungen durch das Modell 2 (3-20%). Bei einer Einstellung der Nahrungsaufnahme nach einer konstanten Freßaktivität ist die gleiche

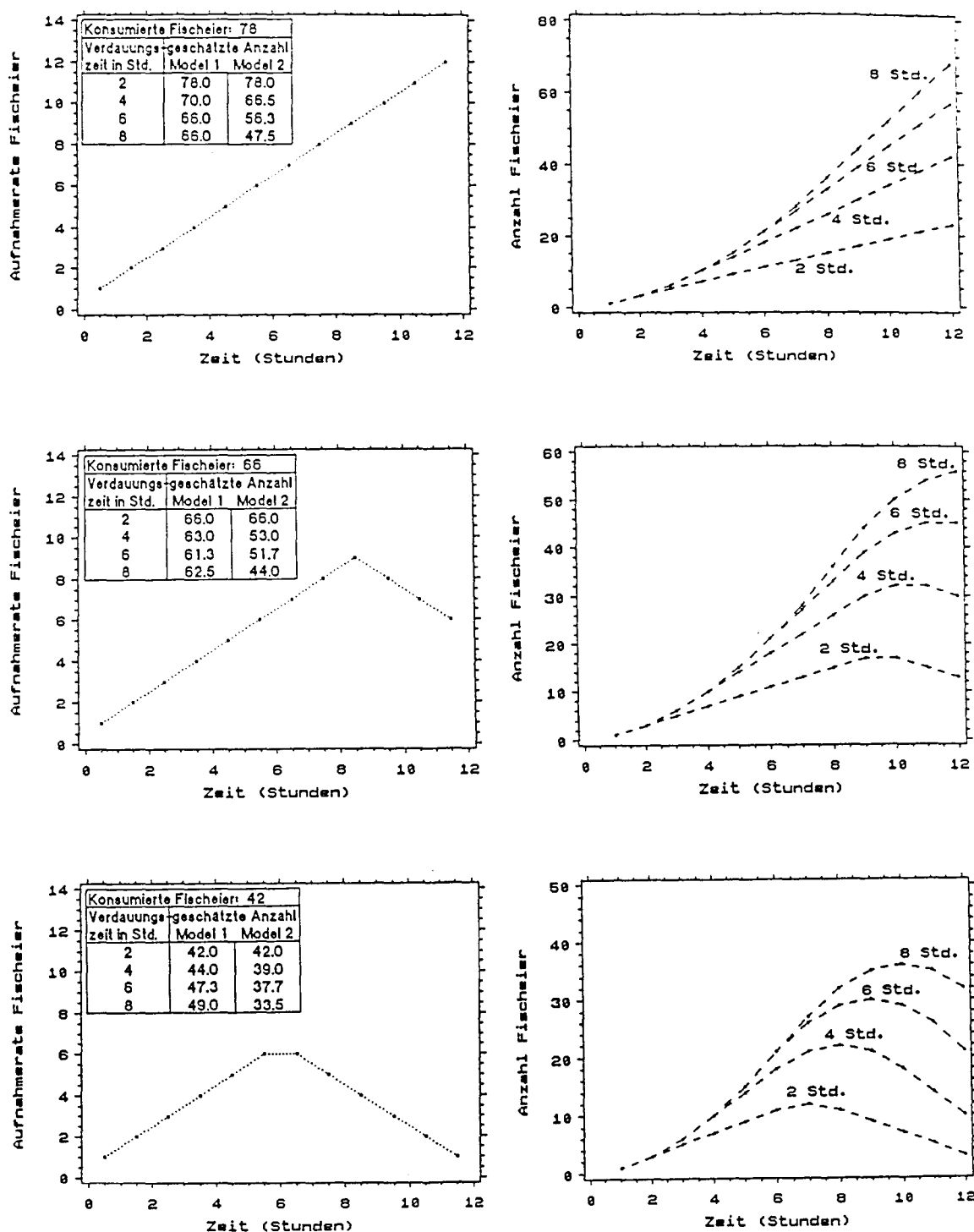


Abb. 84 Sensitivitätsanalyse der auf Verdauungszeiten beruhenden Methode zur Abschätzung von Tagesrationen: Mageninhalt an Fischeianzahlen im Verlauf einer Freßperiode (12 Std. Dauer) bei Annahme einer linear ansteigenden Aufnahmerate (um 1 Eier/Std. über die gesamten 12 Std. und in den ersten 9 bzw. 6 Std. mit anschließender linearer Abnahme der Freßrate) und mittleren Verdauungszeiten von 2, 4, 6 und 8 Std., Vergleich von insgesamt gefressenen Eianzahlen und geschätzten Tagesrationen durch die Methode in ihrer Originalform (Modell 1) und in ihrer vereinfachten Version (Modell 2).

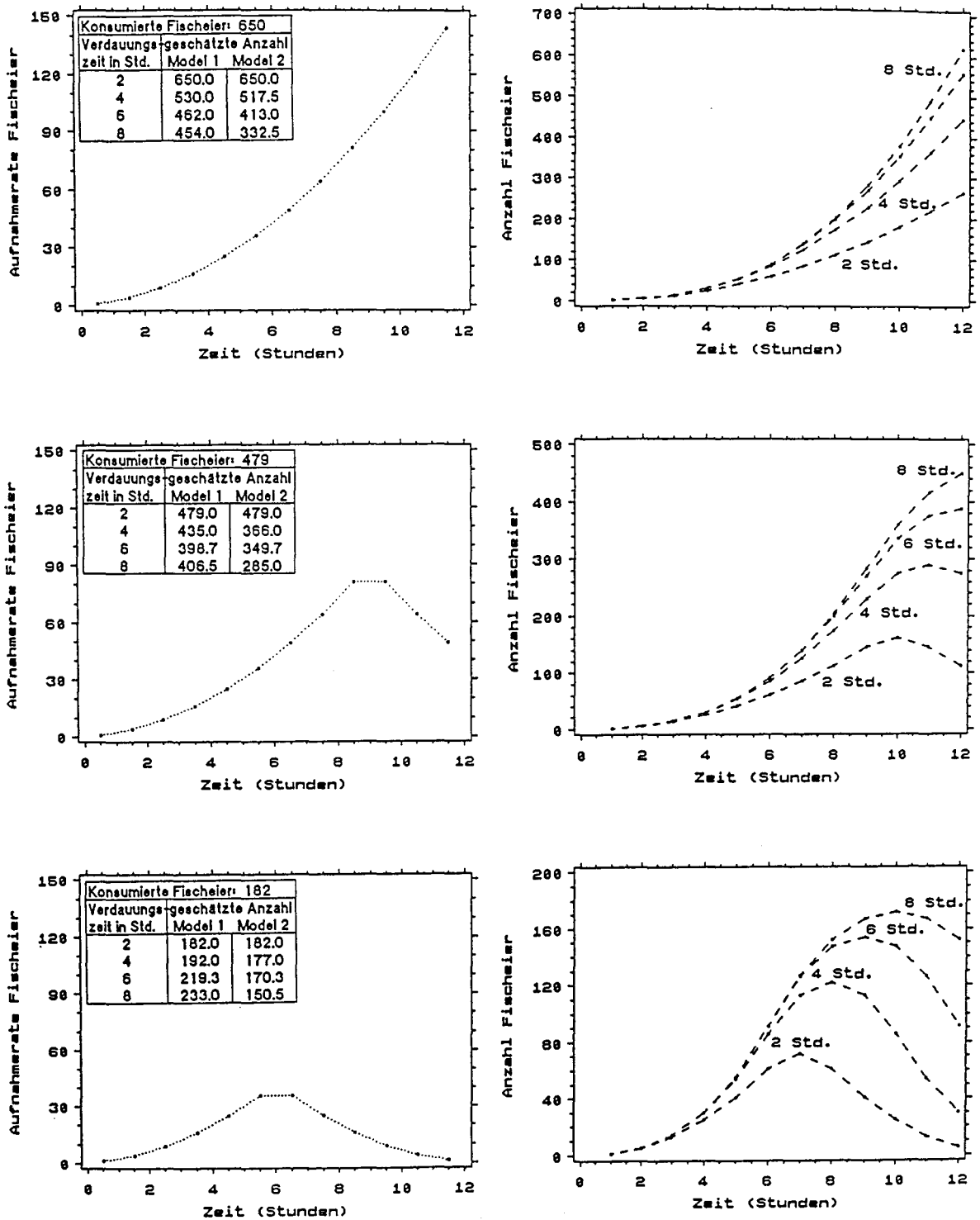


Abb. 85 Sensitivitätsanalyse der auf Verdauungszeiten beruhenden Methode zur Abschätzung von Tagesrationen: Mageninhalt an Fischeianzahlen im Verlauf einer Freßperiode (12 Std. Dauer) bei Annahme einer parabelförmig ansteigenden Aufnahmerate (Funktion x^2 mit einem um 1 Ei/Std. ansteigenden x -Wert über die gesamten 12 Std. und in den ersten 9 bzw. 6 Std. mit anschließender parabelförmiger Abnahme der Freßrate) und mittleren Verdauungszeiten von 2, 4, 6 und 8 Std., Vergleich von insgesamt gefressenen Eianzahlen und geschätzten Tagesrationen durch die Methode in ihrer Originalform (Modell 1) und in ihrer vereinfachten Version (Modell 2).

Tendenz zu beobachten. Das Modell 1 überschätzt die Tagesration relativ hoch (11-29%), während das Modell 2 vergleichsweise geringe negative Abweichungen von der tatsächlichen Ration zeigte ($< 11\%$).

Bei einer im Verlauf der gesamten Freßperiode konstanten oder linear- bzw. parabelförmig ansteigenden Freßrate liefert das Modell 1 die besseren Schätzwerte. Bei einem symmetrischen Verlauf der mittleren Freßrate bzw. einer Einstellung der Freßaktivität bereits vor Ende der als Freßperiode ist dagegen das zur Bestimmung der Tagesration verwendete Modell 2 vorzuziehen. Dabei ist zu beachten, daß die Tagesrationen bei über den Probennahmeintervallen liegende Verdauungszeiten in jedem Fall Unterschätzungen darstellen. Da die mittleren Verdauungszeiten von Fischeiern durch Heringe und Sprotten (7.04 bzw. 4.55 Std.) ebenso wie von Klein-Fischen durch Heringe (7.00 Std.) deutlich über den Intervallen der Probennahme (2-3 Std.) liegen, sind die berechneten Tagesrationen also als Unterschätzungen anzusehen.

Aus den relativen Änderungsraten des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern zu Beginn der Freßperiode (siehe Kapitel 5.3.4) ist deutlich zu belegen, daß die Freßrate nicht konstant ist, sondern zumindest zu Beginn der Freßperiode ansteigt. Nach den Simulationsrechnungen bewirkt ein Anstieg in der Freßrate eine kontinuierliche Zunahme des Mageninhaltes. Dies ist aus den durchgeführten 24-Std. Fischereien für die zweite Hälfte der Freßperiode nicht ersichtlich. Dies bedeutet, daß entweder eine Tendenz zu abnehmenden Freßraten im späteren Verlauf der Freßperiode existiert, oder die Annahme einer konstanten Verdauungszeit nicht haltbar ist (siehe Kapitel 5.4.3). Im letzteren Fall resultiert die gewählte Methode aufgrund der im Vergleich zu den Probennahmeintervallen relativ hohen Verdauungszeit in einer substantiellen Unterschätzung der täglichen Rationen an Fischeiern und Klein-Fischen. Aufgrund der viel kürzeren Verdauungszeiten trifft dies jedoch nicht auf Fischlarven zu.

Die Ergebnisse von vergleichenden Simulationsrechnungen zum Verlauf des Mageninhaltes an Fischeiern in Anzahlen während der Freßperiode und nach Einstellung der Nahrungsaufnahme bei Annahme einer konstanten Verdauungszeit und einer vom Mageninhalt abhängigen Entleerungsrate sind der Abb. 86 zu entnehmen. Ausgehend von einer Nahrungsaufnahme über 8 Std. mit einer konstanten, linear und parabelförmig ansteigenden Freßrate wurden die Mageninhalte im Verlauf der Freßperiode und in den nachfolgenden 8 Std. berechnet. Die mittlere Verdauungszeit von Fischeiern wurde mit 5 Std. festgesetzt, was der Größenordnung der für den Sprott bestimmten Verdauungszeit entspricht. Dabei wurde davon ausgegangen, daß nach 1 Std. Verdauungszeit keine Identifizierung der Eier mehr möglich ist und nach weiteren 3 Std. nur noch Eihüllen vorliegen. Die simulierte Verdauung nach dem allgemeinen Modell der Magenentleerung erfolgte mit den für Sprotten bestimmten Koeffizienten B und R.

Bei einer konstanten Freßrate von 10 Eiern pro Std. und einer konstanten Verdauungszeit ergab sich ein linearer Anstieg des Mageninhaltes über den Zeitraum, der der Verdauungszeit entspricht. Anschließend blieb der Mageninhalt bis zum Ende der Freßperiode konstant, um nach Beendigung der Nahrungsaufnahme linear abzufallen.

1 Std. nach Ende der Freßperiode waren, entsprechend der Verdauungszeit, keine identifizierbaren Eier mehr vorhanden. Die Anzahl an Eihüllen bleibt bis zum Verschwinden der angedauten unidentifizierbaren Eier nach 4 Std. konstant. Bei einer Entleerung nach dem allgemeinen Modell zeigten sich bei konstanter Freßrate die größten Steigerungsraten im Mageninhalt zu Beginn der Freßperiode und eine stetige Abnahme der Steigung bis zum Ende der Freßperiode. Der Abfall erfolgt entsprechend des Exponenten B von 1.09 mit einer annähernd exponentiellen Kurve.

Bei einer um 2 Eier pro Std. linear ansteigenden Freßrate und Annahme einer konstanten Verdauungszeit ergaben sich über den Zeitraum bis zum Einsetzen der Verdauung zunehmende positive Steigungen im Verlauf des Mageninhaltes an Fischeiern. Danach folgte ein linearer Anstieg bis zum Ende der Freßperiode. Anschließend zeigte sich eine gekrümmte konvexe Kurve mit ansteigender negativer Steigung. Die Zahlen an Eihüllen nahmen im Verlauf der Freß- und Verdauungsperiode linear zu.

Für die Entleerung entsprechend dem allgemeinen Modell zeigte sich ein annähernd linear zunehmender Mageninhalt. Lediglich zu Beginn der Freßperiode waren die Steigungen der Kurve etwas geringer. Nach Ende der Freßperiode fiel der Mageninhalt exponentiell ab.

Eine parabelförmige Zunahme der Freßrate (Funktion x^2 mit einem um 2 Eier pro Std. linear ansteigenden x) ergab bei einer konstanten Verdauungszeit eine gekrümmte konkave Kurve des Mageninhaltes mit zunehmender positiver Steigung bis zum Ende der Freßperiode. Die Abnahme folgte einer konvexen Kurve mit zunehmender negativer Steigung. Bei Entleerung nach dem allgemeinen Modell ergab sich eine ähnliche konkave Kurve der Zunahme des Mageninhaltes, allerdings eine ebenso konkave, nahezu exponentielle Kurve der Abnahme nach Einstellung der Nahrungsaufnahme.

Bei einem Vergleich der Abnahmen im Mageninhalt an Fischeiern im Verlauf der durchgeführten Hälterungsexperimente (siehe Kapitel 5.4.1) und den mit konstanten Verdauungszeiten simulierten Magenentleerungen zeigten sich keine Übereinstimmungen in der Kurvenform. Während spätestens nach dem ersten Intervall in den Hälterungen ein konkaver Verlauf des Mageninhaltes mit abfallenden negativen Steigungen beobachtet werden konnte, ergaben sich aus den Simulationen konvexe Kurven mit zunehmend negativen Steigungen. Eine Ausnahme bildet die konstante Freßrate, die in einer linearen Entleerung resultierte. Auch der in den Simulationsläufen zunehmende Anteil an Eihüllen konnte in den durchgeführten Hälterungsexperimenten nur selten beobachtet werden. Im Gegensatz zu den Simulationen mit einer konstanten Verdauungszeit zeigten sich für das allgemeine Modell der Magenentleerung in allen Fällen vergleichbare Kurven, wie sie in den Hälterungsexperimenten beobachtet wurden.

Exponentielle Abnahmen des Mageninhaltes ergaben sich bei einer konstanten Verdauungszeit lediglich bei einer im Verlauf der Freßperiode abnehmenden Freßrate. Dies ist jedoch, wie bereits in Kapitel 5.3.4 dargestellt, zumindest in der ersten Hälfte der Freßperiode, nicht der Fall. Angesichts der, im Verlauf der 24-Std. Fischereien ansteigenden, relativen Änderungsraten erscheint auch eine konstante Freßrate unwahrscheinlich. Sie führte in Kombination mit einer exponentiellen Entleerung auch zu einer konvexen Kurve mit abnehmenden positiven Steigungen des Mageninhaltes im Verlauf der Freßperiode, wie sie in den 24-Std. Fischereien nie beobachtet wurde.

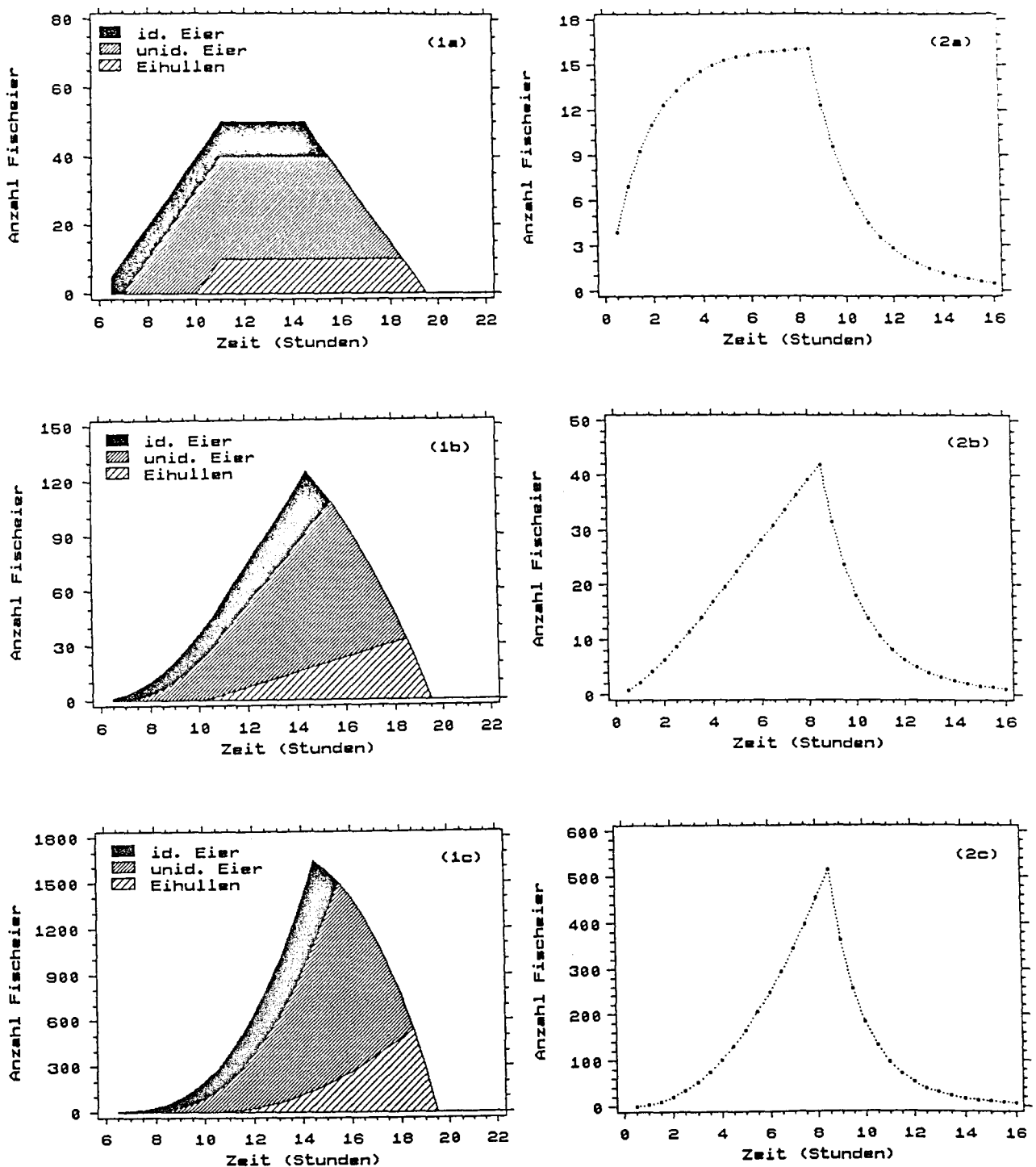


Abb. 86 Simulationen zum Verlauf des Mageninhaltes in Abhängigkeit von der Freßrate: Anzahl Fischeier in den Mägen während und nach Ende der Freßperiode (8 Std. Dauer) bei (1) konstanter Verdauungszeit von 5 Std. (aufgeschlüsselt in identifizierbare Eier, unidentifizierbare Eier und Eihüllen) und (2) einer vom Mageninhalt abhängigen Entleerungsrate (B und R des allgemeinen Modelles der Magenentleerung an Fischeiern in Anzahlen, wie für Sprotten bestimmt), Aufnahmeraten: konstant (a), linear ansteigend (b) und parabelförmig ansteigend (c).

Die dargestellten Simulationsergebnisse und die relativ schlechten Anpassungen der linearen Regressionen an die prozentualen Anteile noch vorhandener Fischeier in Abhängigkeit von den verstrichenen Verdauungszeiten (Kapitel 5.4.3) belegen, daß eine konstante Verdauungszeit nicht in der Lage ist, die Magenentleerung von Fischeiern hinreichend genau zu beschreiben.

Ein weiteres Ergebnis der Simulationsrechnungen ist die Feststellung, daß bei gleicher Freßrate eine konstante Verdauungszeit wesentlich höhere Mageninhalte an Fischeiern in Anzahlen zuläßt als eine annähernd exponentielle Entleerung. Dies bedeutet, daß ausgehend von einem gleichen Mageninhalt wesentlich geringere Freßraten geschätzt werden, d.h. die Tagesrationen deutlich unterschätzt werden.

5.5 Populationsgrößen an Hering und Sprott

Dem folgenden Kapitel sind die wichtigsten Ergebnisse der Multispecies Virtuellen Populations Analyse (MSVPA) für die zentrale Ostsee und die in Kombination mit den Horizontalverteilungen aus Hydroakustik-Aufnahmen errechneten Populationen an Hering und Sprott in der Subdiv. 25 zu entnehmen. Weiterhin werden die Ergebnisse des Tuning Prozesses der alternativ gerechneten Virtuellen Populations Analyse (VPA) für die Subdiv. 25 und die resultierenden Populationsanzahlen dargestellt. Basierend auf der saisonalen Verteilung beider Fischarten in der Subdiv. 25, ersichtlich aus Hydroakustik-Aufnahmen und Einheitsfängen, werden die sich im Verlauf der Laichzeit von Dorsch und Sprott im Bornholm Becken aufhaltenden Populationen bestimmt.

5.5.1 MSVPA für die zentrale Ostsee

Die mittleren Koeffizienten der fischereilichen Sterblichkeit (F) und Wegfraßsterblichkeit (M2) sowie die Bestandsanzahlen an Hering und Sprott in den Subdiv. 25-27 bzw. 25-28 sind der Tab. 64 zu entnehmen.

Die dargestellten F-Werte (pro Jahr) sind ungewichtete arithmetische Mittel über die Altersklassen 3-7 (Hering) bzw. 3-5 (Sprott), die auch Grundlage zur Bestimmung der F-Werte in den ältesten Altersklassen waren. Die M2-Werte (pro Jahr) beziehen sich auf die Altersklassen 1 und 2-9 (Hering) bzw. 1-7 (Sprott). Die Bestandsanzahlen (Altersklasse 1+) entsprechen den Werten zu Beginn des Jahres. Eine detailliertere Darstellung der altersspezifischen F-Werte und Bestandsanzahlen für jedes Quartal und der jährlichen M2-Werte sind den Anhangstab. 26-29 zu entnehmen. Die entsprechenden Sterblichkeiten und Bestände des Herings in Subdiv. 28-29 und des Dorsches in Subdiv. 25-32 sind auf jährlicher Basis in den Anhangstab. 30 und 31 aufgeführt. Tab. 65 gibt eine Zusammenfassung der Ergebnisse der MSVPA, d.h. die Entwicklungen der Bestandsbiomassen des Dorsches (Subdiv. 25-32), des Herings (Subdiv. 25-27 und 28-29) und der Sprotte (Subdiv. 25-28) sowie die durch den Dorsch konsumierten Biomassen jedes Bestandes und die Erträge durch die Fischerei. Die fischereilichen Sterblichkeiten des Herings in Subdiv. 25-27 lagen im Zeitraum 1977-84 relativ konstant bei 0.15-0.24 pro Jahr (Tab. 64). Nach einem höheren Niveau

Tab. 64 MSVPA Ergebnisse für den Hering in Subdiv. 25-27 und den Sprot in Subdiv. 25-28: Mittlere Koeffizienten der fischereilichen Sterblichkeiten pro Jahr (F) der Altersklassen 3-7 (Hering) bzw. 3-5 (Sprot), mittlere Koeffizienten der Sterblichkeiten durch Wegfraß (M2) der Altersklassen 1 und 2-9 (Hering) bzw. 1-7 (Sprot) und Bestände in den Altersklassen 1+ zu Beginn des Jahres ($n \cdot 10^6$) im Zeitraum 1977-1992.

Jahr	Hering in Subdiv. 25-27				Sprot in Subdiv. 25-28		
	F (Alterskl. 3-7)	M2 (Alterskl. 1)	M2 (Alterskl. 2-9)	Bestand (1+) (10^6)	F (Alterskl. 3-5)	M2 (Alterskl. 1-7)	Bestand (1+) (10^6)
1977	0.205	0.355	0.044	23714	0.287	0.329	62426
1978	0.149	0.526	0.060	25803	0.301	0.489	43465
1979	0.168	0.764	0.090	22924	0.272	0.712	42772
1980	0.241	0.868	0.105	21619	0.373	0.813	32115
1981	0.210	0.613	0.079	25874	0.163	0.555	72502
1982	0.179	0.661	0.084	25977	0.229	0.601	62249
1983	0.229	0.595	0.082	24882	0.060	0.533	146358
1984	0.223	0.522	0.077	25982	0.092	0.446	100287
1985	0.301	0.483	0.076	27590	0.112	0.398	67290
1986	0.361	0.344	0.049	24411	0.196	0.298	48174
1987	0.266	0.249	0.034	22923	0.333	0.219	73484
1988	0.231	0.262	0.032	21853	0.242	0.234	48986
1989	0.273	0.178	0.022	28634	0.257	0.153	90488
1990	0.255	0.095	0.013	28797	0.159	0.081	117564
1991	0.261	0.062	0.008	25239	0.111	0.051	162363
1992	0.127	0.037	0.005	24311	0.211	0.032	162859

Tab. 65 Bestandsbiomassen, Konsumtionen durch Dorsche und Erträge an Dorsch, Hering und Sprot in der zentralen Ostsee 1977-1992: Biomassen der Altersklassen 1+ (Beginn des Jahres), vom Dorsch pro Jahr konsumierte Biomassen (in 10^3 t) aus der MSVPA und Erträge durch die Fischerei (in 10^3 t) in Subdiv. 25-32 (Dorsch), Subdiv. 25-27 und 28-29 (Hering) und Subdiv. 25-28 (Sprot).

Jahr	Dorsch Subdiv. 25-32			Herring Subdiv. 25-27			Herring Subdiv. 28-29			Sprot Subdiv. 25-28		
	Bestand	konsum.	Ertrag	Bestand	konsum.	Ertrag	Bestand	konsum.	Ertrag	Bestand	konsum.	Ertrag
1977	687	46	227	994	123	165	387	44	28	603	165	91
1978	839	64	225	1052	180	151	380	66	30	498	192	82
1979	1102	104	326	1027	215	146	561	107	32	367	215	45
1980	1318	124	516	920	226	123	477	161	35	254	189	36
1981	1244	89	474	1169	330	178	364	116	24	391	219	30
1982	1207	74	448	1010	264	146	546	141	40	466	305	35
1983	1200	53	443	1116	232	150	420	148	41	828	437	17
1984	1149	39	562	1003	210	125	466	131	33	888	321	39
1985	862	36	379	698	135	126	557	103	32	714	206	56
1986	689	22	357	839	93	128	468	72	34	532	123	59
1987	508	12	227	979	73	120	771	66	39	599	118	72
1988	460	8	211	928	74	142	698	57	39	497	120	57
1989	402	4	221	885	71	160	491	50	62	692	119	66
1990	277	2	160	1265	43	119	726	42	82	1141	102	70
1991	243	1	123	983	17	106	721	20	69	1444	78	71
1992	128	1	53	1115	12	97	715	12	71	1743	49	109

von 0.30 und 0.36 in den Jahren 1985 und 1986 bewegten sich die Werte 1987-1991 im Rahmen von 0.23-0.27. Entsprechend der drastischen Bestandsabnahme des Dorsches von 1984-92 (Tab. 65) reduzierten sich die Wegfraßsterblichkeiten sowohl in der Altersklasse 1 (von 0.87 als maximaler Wert Jahr 1980 auf 0.04 im Jahr 1992)

als auch in den älteren Altersklassen erheblich (von 0.08 auf < 0.01). Bei leicht rückläufigen Erträgen in den letzten Jahren lag die Bestandsanzahl im gesamten Zeitraum von 1977-1992 gleichmäßig bei $22-29 \cdot 10^9$ Individuen.

Für den Sprott in Subdiv. 25-28 verringerten sich die relativ hohen fischereilichen Sterblichkeiten von 0.27-0.37 in den Jahren 1977-1980 in der ersten Hälfte der 80er Jahre auf 0.06-0.22 und stiegen bis 1987 wieder auf 0.33 an (Tab. 64). Trotz steigender Erträge von 57000 t auf 109000 t zeigte sich in den letzten Jahren ein erneuter Abfall in den F-Werten auf 0.11-0.26. Die M2-Werte (Mittel der Altersklassen 1-7) reduzierten sich seit Beginn des letzten Jahrzehntes von 0.81 (Maximum im Jahr 1980) auf 0.03 (im Jahr 1992). Gegenläufig zu diesem Trend wurde von 1986 bis 1992 ein starker Anstieg des Bestandes von 48 auf $163 \cdot 10^9$ Individuen berechnet.

Für den zweiten Heringsbestand in der Subdiv. 28-29 ist aus Tab. 65 ebenfalls ein drastischer Rückgang in der Zehrung durch Dorsche zu ersehen. 1992 wurden vom Dorsch lediglich noch 7% der maximalen Jahreskonsumption (1980) gefressen. Trotz eines Anstieges der Erträge des Heringsbestandes von 32-41000 t (1982-88) auf 69-82000 t in den letzten drei Jahren lagen die F-Werte von 1982-92 relativ konstant bei 0.16-0.24 (Anhangstab. 30). Zu erklären ist dieses aus einer positiven Bestandsentwicklung seit 1990.

Für den Dorschbestand reduzierte sich der Wegfraß durch Kannibalismus von 124000 t auf 1000 t im Zeitraum von 1980-1992 (Tab. 65). Während sich also die Sterblichkeit durch Wegfraß im letzten Jahrzehnt deutlich verringerte, erhöhten sich die F-Werte (ungewichtetes Mittel der Altersklassen 4-7) von 0.74-0.88 im Zeitraum 1980-1985 auf 0.94-1.39 im Zeitraum 1986-1992 (Anhangstab. 31). Der Rückgang von Bestandsbiomassen und Rekrutierung des Dorsches sowie der Einbruch des Ertrages wurden bereits in der Einleitung angesprochen. Die dort vorgestellten Abb. 1 und 3 enthalten die Ergebnisse aus dem endgültigen MSVPA-Lauf der ICES "Working Group on Multispecies Assessment of Baltic Fish" (Anon. 1994). Mit Ausnahme einer Unterschätzung der Biomasse um 9% im Jahr 1992 und der Rekrutierung der Altersklasse 1 in den beiden letzten Jahren um 52% und 27% durch das im Rahmen dieser Arbeit durchgeführte Tuning der MSVPA sind die Ergebnisse jedoch weitgehend identisch.

5.5.2 Populationen in der Subdiv. 25 in Relation zu den Beständen der zentralen Ostsee aus Hydroakustik-Aufnahmen

Tab. 66 zeigt die während der Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober 1978-1991 abgeschätzten Bestandsanzahlen (Altersklasse 1+) an Heringen (Subdiv. 25-27) und Sprotten (Subdiv. 25-28) sowie die entsprechenden Populationsgrößen in der Subdiv. 25. Wie aus den MSVPA Ergebnissen ist auch aus den Hydroakustik-Aufnahmen kein eindeutiger Trend einer Bestandszunahme des Herings in den Subdiv. 25-27 zu erkennen. Lediglich 1990 und 1991 lagen die Bestandsgrößen mit 24 und $17 \cdot 10^9$ Individuen über dem Mittelwert der Zeitserie ($12 \cdot 10^9$ Individuen). Insgesamt waren die Hydroakustik-Abschätzungen für den Hering und den Sprott deutlich niedriger als die MSVPA Ergebnisse. Dieses erklärt sich zumindest z.T. aus der fehlenden Abdeckung von Gebieten mit Wassertiefen < 20 m während der Hydroakustik-Aufnahmen.

Tab. 66 Bestände von Hering und Sprott in der zentralen Ostsee in Relation zu den Populationen in Subdiv. 25 aus internationalen Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober: Anzahlen an Heringsen und Sprotten der Altersklassen 1+ ($n \cdot 10^{-6}$) in Subdiv. 25-27 bzw. 25-28 und Subdiv. 25 sowie Anteil der Populationen in Subdiv. 25 an den Gesamt-Beständen mit Angaben zu den Datenquellen.

Jahr	Hering			Sprott			Quelle
	Subdiv. 25-27	Subdiv. 25	Anteil in %	Subdiv. 25-28	Subdiv. 25	Anteil in %	
1978	14051	6874	48.9	18563	2886	15.5	Hagström et al. 1981
1979	9013	3800	42.2	10762	548	5.1	Hagström et al. 1981
1980	8184	3803	46.5	6059	534	8.8	Hagström et al. 1982
1981	10439	4845	46.3	14630	2787	19.0	Anon. 1985
1982	10267	2968	28.9	17445	4636	26.6	Anon. 1985
1983	11978	3644	30.4	39077	11229	28.7	Anon. 1985
1984	11281	3393	30.1	28856	6042	20.9	Anon. 1985
1985	9750	2176	22.3	19420	9510	49.0	Anon. 1990
1986	17405	6217	35.7	14439	4450	30.8	Anon. 1990
1987	9905	3081	31.1	16857	3676	21.8	Anon. 1990
1988	11533	3915	33.9	9207	4074	44.2	Anon. 1990
1989	11590	2471	21.3	47695	2740	5.7	Anon. 1991
1990	24081	5110	21.2	30925	4528	14.6	Anon. 1992
1991	17028	3192	18.7	82289	15124	18.4	Anon. 1993

Der Anteil der Heringspopulation in Subdiv. 25 am Bestand in den Subdiv. 25-27 nahm im Laufe der Zeitserie ab. Während der Anteil im Zeitraum 1978-1981 noch bei 42-49% lag, hielten sich im Zeitraum 1982-1988 lediglich noch 22-34% und seit 1989 nur noch 18-21% des Heringsbestandes in der Subdiv. 25 auf. Aufgrund dieses deutlichen Trends wurde aus einer linearen Regression von prozentualen Anteilen in Abhängigkeit von der Zeit (Abb. 87) der Bestandsanteil für jedes Jahr 1977-1992 geschätzt. Entsprechend der Steigung der Regressionsgeraden von 2.02 reduzierte sich der Anteil der Population am Gesamt-Bestand aus der MSVPA um 2.02% pro Jahr.

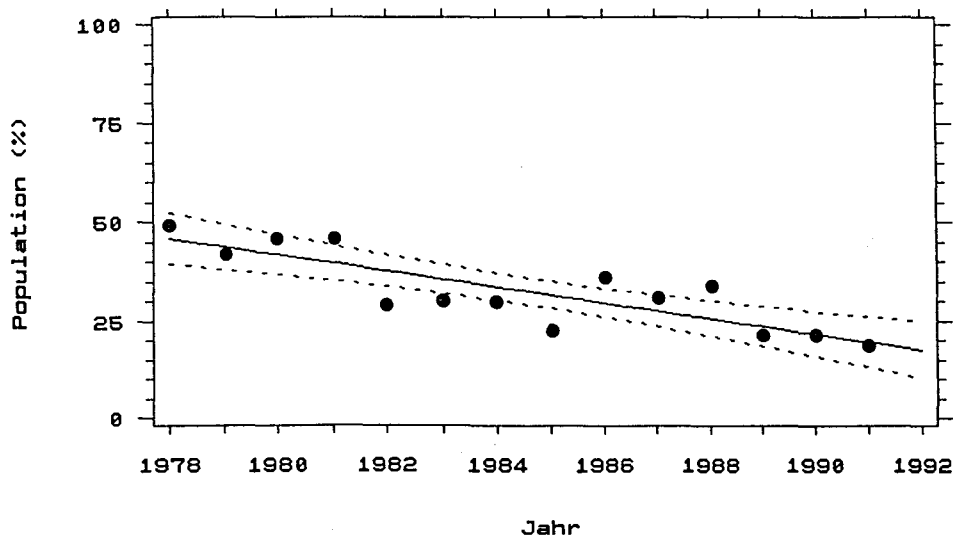


Abb. 87 Heringspopulation in Subdiv. 25 als Anteil des Bestandes in der zentralen Ostsee: lineare Regressionsanalyse der prozentualen Anteile der Populationsanzahlen in Subdiv. 25 am Bestand in Subdiv. 25-27, bestimmt aus den internationalen Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober 1978-1991 (Regressionsgerade mit 95% Vertrauensbereich, Steigung: -2.02, Bestimmtheitsmaß: 0.69).

Für den Sprott in Subdiv. 25-28 ergab sich aus den Hydroakustik-Aufnahmen (Tab. 66) ein den MSVPA Ergebnissen entsprechender Trend von relativ hohen Beständen 1983 und 1984 (39 und $29 \cdot 10^9$ Individuen) und ein ausgeprägter Anstieg im Zeitraum 1988-1991 (von 9 auf $82 \cdot 10^9$ Individuen). Der Sprott in Subdiv. 25 zeigte zu Beginn der Zeitserie von 1978-1981 relativ geringe Anteile von 5-19% und von 1982-1988 relativ hohe Anteile von 22-49% am Gesamt-Bestand. Erst in den letzten drei Jahren lagen die Anteile mit 6-18% wieder deutlich niedriger. Für die Bestimmung des sich in Subdiv. 25 aufhaltenden Anteils des Sprottbestandes wurde ein gleitendes arithmetisches Mittel über jeweils drei Jahre berechnet.

5.5.3 VPA für die Subdiv. 25

Der für die Population an Hering in Subdiv. 25 durchgeführte 1. Tuning-Lauf der VPA nach Laurec-Shepherd (1983) mit den vorgegebenen Standardeinstellungen, d.h. Bestimmung von mittleren logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten (Q) ohne Gewichtung einzelner Jahre und ohne Annäherung der Terminal-F Werte an ein Mittel von vorhergehenden Jahren, sind der Tab. 67 zu entnehmen.

Die aus einer linearen Regression von Q gegen die Zeit ermittelten positiven Steigungen der Regressionsgeraden in allen Altersklassen (Standardfehler der Steigungen: 37-53%) und der Residuen der Q-Werte für jedes Jahr und jede Altersklasse (ausschließlich negative Werte 1983-1985 und positive Werte 1990-1991) zeigten einen eindeutigen positiven Zeittrend in den Fangbarkeitskoeffizienten. Aus diesem Grunde erhielten ältere Daten im endgültigen Tuning-Lauf ein wesentlich geringeres Gewicht bei der Bestimmung der mittleren Q-Werte (Tab. 68). Da gleichzeitig die mittleren Q-Werte in allen Altersklassen einen hohen Standardfehler aufwiesen wurden zusätzlich die Terminal F-Werte dem jeweiligen Mittelwert der vorhergehenden 5 Jahre angenähert. Dabei wurde ein Gewichtungsfaktor von 0.2 verwendet, was der von Darby und Flatman (1992) vorgeschlagenen Prozedur entspricht.

Der endgültige Tuning-Lauf resultierte in deutlich reduzierten Steigungen der Regressionsgeraden von Q gegen die Zeit in fast allen Altersklassen bei 12-27% höheren Terminal-F Werten (Tab. 68). Die Standardfehler der Q-Werte reduzierten sich zwar in allen Altersklassen, waren aber mit 0.49-0.63 immer noch hoch. Die logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten im Zeitraum 1983-1992 waren also sehr variabel. Die mittleren F-Werte (ungewichtetes Mittel der Alterklassen 3-7) zeigten eine kontinuierliche Zunahme im Zeitraum 1980-1990 von 0.14 auf 0.60 (Anhangstab. 32). Dieses hohe Niveau wurde auch 1991 und 1992 mit Werten von 0.57 und 0.53 gehalten. Während in den ersten 5 Jahren der VPA maximale F-Werte in den Altersklassen 3 und 4 auftraten, bestand ab 1985 eine Tendenz zu mit dem Alter zunehmenden F-Werten.

Die Ergebnisse des ebenfalls mit der Standardeinstellung durchgeführten 1. Tuning-Laufes für den Sprott sind der Tab. 69 zu entnehmen. Dabei traten augenfällig hohe positive Residuen der logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten im Jahr 1983 auf. Weiterhin deuteten die negativen Steigungen der Regressionsgeraden von Q gegen die Zeit in den meisten Altersklassen auf einen negativen Trend in den Fangbarkeits-

Tab. 67 Tuning der VPA für den Hering in Subdiv. 25 (1. Lauf): Gewichtungsfaktoren der einzelnen Jahre zur Bildung arithmetischer Mittel der logarithmierten altersspezifischen Fangbarkeitskoeffizienten (Q), Residuen der Q-Werte und Koeffizienten der fischereilichen Sterblichkeiten (F) aus der letzten Iteration mit Populationsabschätzungen aus Hydroakustik-Aufnahmen der Jahre 1983-1992 sowie mittlere alterspezifische Q-Werte mit Standardfehlern, geschätzte partielle F-Werte, hochgerechnete Terminal F-Werte, Steigungen der Regressiongeraden der Q-Werte gegen die Zeit mit Standardfehlern, Achsenabschnitte der Geraden mit Standardfehlern.

Hering in Subdiv. 25 – Gewichtungsfaktoren für "Laurec-Shepherd"-Tuning

1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

Hering in Subdiv. 25 – Residuen der logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten

Altersklasse	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	-0.61	-0.92	-0.46	1.01	-0.04	0.06	0.11	0.26	0.58	0.00
2	-0.67	-0.57	-0.88	0.63	0.02	0.20	-0.40	0.65	1.01	0.00
3	-0.11	-0.42	-1.10	0.21	-0.07	-0.08	-0.29	0.58	1.28	0.00
4	-0.43	-0.14	-0.88	-0.03	-0.29	0.44	-0.42	0.77	0.98	0.00
5	-0.58	-0.33	-1.14	-0.13	-0.40	0.60	0.21	1.08	0.69	0.00
6	-0.12	-0.13	-1.19	-0.74	-0.54	0.47	0.26	1.46	0.53	0.00
7	-0.45	-0.17	-1.16	-0.19	-0.32	0.19	0.13	1.41	0.56	0.00
8	-0.69	-0.55	-0.89	-0.11	-0.83	0.23	-0.04	1.69	1.19	0.00

Hering in Subdiv. 25 – Fischereiliche Sterblichkeiten

Altersklasse	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	0.021	0.024	0.036	0.085	0.058	0.084	0.100	0.057	0.070	0.068
2	0.072	0.084	0.098	0.169	0.192	0.231	0.154	0.228	0.107	0.146
3	0.250	0.135	0.199	0.245	0.251	0.289	0.308	0.273	0.296	0.214
4	0.214	0.325	0.276	0.369	0.301	0.309	0.371	0.463	0.499	0.530
5	0.138	0.256	0.493	0.395	0.378	0.361	0.464	0.491	0.620	0.569
6	0.154	0.204	0.385	0.392	0.332	0.478	0.567	0.955	0.792	0.933
7	0.178	0.214	0.376	0.524	0.309	0.400	0.613	1.021	1.123	1.090
8	0.171	0.226	0.521	0.689	0.457	0.641	0.786	1.065	1.405	1.780
9	0.168	0.215	0.427	0.535	0.366	0.506	0.655	1.013	1.107	1.268

Hering in Subdiv. 25 – mittlere logarithmierte Fangbarkeitskoeffizienten (q) mit Standardfehler, partielle und hochgerechnete fischereiliche Sterblichkeiten, Steigung und Achsenabschnitt der Regression $\log(q)$ gegen Zeit mit entsprechenden Standardfehlern und Terminal-F Werte 1992

Altersklasse	mittleres $\log(q)$	Standardfehler	part. F	Terminal F	Steigung	Standardfehler	Achsenabschnitt	Standardfehler
1	-8.05	0.592	0.0003	0.0682	0.103	0.055	-8.046	0.178
2	-7.54	0.662	0.0005	0.1462	0.132	0.057	-7.543	0.200
3	-7.08	0.655	0.0008	0.2144	0.120	0.059	-7.084	0.198
4	-6.83	0.603	0.0011	0.5296	0.118	0.053	-6.834	0.182
5	-6.90	0.695	0.0010	0.5693	0.154	0.055	-6.897	0.210
6	-7.02	0.783	0.0009	0.9326	0.140	0.072	-7.022	0.236
7	-7.13	0.704	0.0008	1.0904	0.142	0.060	-7.126	0.212
8	-7.31	0.897	0.0007	1.7799	0.197	0.072	-7.306	0.270

Tab. 68 Tuning der VPA für den Hering in Subdiv. 25 (endgültiger Lauf): Gewichtungsfaktoren der einzelnen Jahre zur Bildung arithmetischer Mittel der logarithmierten altersspezifischen Fangbarkeitskoeffizienten (Q), Residuen der Q-Werte und Koeffizienten der fischereilichen Sterblichkeiten (F) aus der letzten Iteration mit Populationsabschätzungen aus Hydroakustik-Aufnahmen der Jahre 1983-1992 sowie mittlere, altersspezifische Q-Werte mit Standardfehlern, geschätzte partielle F-Werte, hochgerechnete Terminal F-Werte, Steigungen der Regressiongeraden der Q-Werte gegen die Zeit mit Standardfehlern, Achsenabschnitte der Geraden mit Standardfehlern.

Hering in Subdiv. 25 – Gewichtungsfaktoren für "Laurec-Shepherd"-Tuning

1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
0.020	0.116	0.284	0.482	0.670	0.820	0.921	0.976	0.997	1.000

Hering in Subdiv. 25 – Residuen der logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten q

Altersklasse	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	-0.85	-1.17	-0.71	0.74	-0.32	-0.23	-0.24	0.18	0.51	-0.06
2	-0.92	-0.82	-1.13	0.37	-0.26	-0.09	-0.70	0.27	0.94	-0.06
3	-0.28	-0.60	-1.27	0.04	-0.26	-0.29	-0.53	0.34	0.94	0.04
4	-0.54	-0.25	-0.99	-0.15	-0.41	0.31	-0.58	0.57	0.77	-0.36
5	-0.78	-0.53	-1.34	-0.33	-0.61	0.38	-0.03	0.80	0.33	-0.37
6	-0.27	-0.29	-1.35	-0.90	-0.70	0.31	0.09	1.24	0.24	-0.45
7	-0.60	-0.33	-1.31	-0.34	-0.48	0.03	-0.04	1.21	0.22	-0.48
8	-0.88	-0.74	-1.08	-0.31	-1.03	0.03	-0.25	1.44	0.85	-0.80

Hering in Subdiv. 25 – Fischereiliche Sterblichkeiten

Altersklasse	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	0.021	0.024	0.035	0.083	0.056	0.080	0.089	0.067	0.082	0.081
2	0.072	0.083	0.098	0.166	0.186	0.220	0.145	0.199	0.128	0.175
3	0.250	0.134	0.198	0.243	0.247	0.278	0.289	0.255	0.249	0.265
4	0.213	0.325	0.275	0.366	0.298	0.302	0.352	0.422	0.452	0.412
5	0.138	0.255	0.492	0.393	0.374	0.356	0.448	0.454	0.532	0.483
6	0.154	0.203	0.384	0.390	0.328	0.471	0.555	0.888	0.685	0.688
7	0.178	0.214	0.375	0.522	0.307	0.395	0.598	0.975	0.930	0.783
8	0.171	0.226	0.520	0.685	0.453	0.633	0.767	1.005	1.216	0.968
9	0.167	0.214	0.426	0.532	0.363	0.500	0.640	0.956	0.944	0.813

Hering in Subdiv. 25 – mittlere logarithmierte Fangbarkeitskoeffizienten (q) mit Standardfehler, partielle und hochgerechnete fischereiliche Sterblichkeiten, Steigung und Achsenabschnitt der Regression log (q) gegen Zeit mit entsprechenden Standardfehlern und Terminal-F Werte 1992

Altersklasse	mittleres log(q)	Standardfehler	part. F	Terminal F	Steigung	Standardfehler	Achsenabschnitt	Standardfehler
1	-7.81	0.366	0.0004	0.0867	0.071	0.061	-7.807	0.136
2	-7.30	0.506	0.0007	0.1867	0.124	0.080	-7.298	0.187
3	-6.91	0.490	0.0010	0.2540	0.157	0.069	-6.914	0.182
4	-6.72	0.487	0.0012	0.5917	0.096	0.081	-6.723	0.180
5	-6.70	0.488	0.0012	0.6967	0.109	0.079	-6.695	0.181
6	-6.87	0.631	0.0010	1.0848	0.135	0.103	-6.870	0.234
7	-6.98	0.560	0.0009	1.2656	0.102	0.094	-6.977	0.207
8	-7.12	0.771	0.0008	2.1522	0.143	0.129	-7.116	0.286

Tab. 69 Tuning der VPA für den Sprott in Subdiv. 25 (1. Lauf): Gewichtungsfaktoren der einzelnen Jahre zur Bildung arithmetischer Mittel der logarithmierten altersspezifischen Fangbarkeitskoeffizienten (Q), Residuen der Q-Werte und Koeffizienten der fischereilichen Sterblichkeiten (F) aus der letzten Iteration mit Populationsabschätzungen aus Hydroakustik-Aufnahmen der Jahre 1983-1992 sowie mittlere altersspezifische Q-Werte mit Standardfehlern, geschätzte partielle F-Werte, hochgerechnete Terminal F-Werte, Steigungen der Regressionsgeraden der Q-Werte gegen die Zeit mit Standardfehlern, Achsenabschnitte der Geraden mit Standardfehlern.

Sprott in Subdiv. 25 - Gewichtungsfaktoren für "Laurec-Shepherd"-Tuning

1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

Sprott in Subdiv. 25 - Residuen der logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten

Altersklasse	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	1.36	-0.70	1.28	-1.76	-0.30	-0.83	0.86	-0.57	0.66	0.00
2	0.22	0.00	0.66	-0.87	-0.45	-0.54	-0.14	0.51	0.61	0.00
3	0.98	-0.20	-0.38	-0.08	-0.20	-0.25	-0.23	-0.05	0.41	0.00
4	2.44	0.20	-0.66	-0.92	-0.91	0.24	-0.71	-0.06	0.38	0.00
5	1.58	2.41	-0.90	-1.37	-0.26	0.29	-1.51	0.38	-0.63	0.00
6	2.32	1.18	2.39	-1.67	-0.48	-0.83	-3.92	0.76	0.25	0.00

Sprott in Subdiv. 25 - Fischereiliche Sterblichkeiten

Altersklasse	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	0.028	0.008	0.012	0.034	0.006	0.020	0.036	0.004	0.009	0.074
2	0.028	0.033	0.034	0.028	0.025	0.082	0.059	0.150	0.097	0.246
3	0.282	0.018	0.092	0.133	0.111	0.161	0.299	0.104	0.401	0.546
4	1.205	0.113	0.122	0.321	0.391	0.306	0.337	0.241	0.253	0.714
5	1.409	0.878	0.097	0.323	0.564	0.408	0.673	0.275	0.123	1.223
6	1.624	1.032	1.997	0.555	0.484	0.618	1.112	0.367	0.156	0.532
7	1.413	0.674	0.739	0.400	0.480	0.444	0.707	0.294	0.177	0.823

Sprott in Subdiv. 25 - mittlere logarithmierte Fangbarkeitskoeffizienten (q) mit Standardfehler, partielle und hochgerechnete fischereiliche Sterblichkeiten, Steigung und Achsenabschnitt der Regression $\log(q)$ gegen Zeit mit entsprechenden Standardfehlern und Terminal-F Werte 1992

Altersklasse	mittleres $\log(q)$	Standardfehler	part. F	Terminal F	Steigung	Standardfehler	Achsenabschnitt	Standardfehler
1	-9.11	1.070	0.0001	0.0743	-0.029	0.119	-9.111	0.323
2	-7.47	0.541	0.0006	0.2458	0.023	0.060	-7.470	0.163
3	-6.58	0.424	0.0014	0.5463	-0.021	0.047	-6.576	0.128
4	-6.21	1.037	0.0020	0.7143	-0.096	0.110	-6.214	0.313
5	-6.61	1.305	0.0013	1.2234	-0.176	0.131	-6.613	0.394
6	-6.68	1.984	0.0013	0.5317	-0.258	0.201	-6.678	0.598

Tab. 70 Tuning der VPA für den Sprott in Subdiv. 25 (endgültiger Lauf): Gewichtungsfaktoren der einzelnen Jahre zur Bildung arithmetischer Mittel der logarithmierten altersspezifischen Fangbarkeitskoeffizienten (Q), Residuen der Q-Werte und Koeffizienten der fischereilichen Sterblichkeiten (F) aus der letzten Iteration mit Populationsabschätzungen aus Hydroakustik-Aufnahmen der Jahre 1984-1992 sowie mittlere, alterspezifische Q-Werte mit Standardfehlern, geschätzte partielle F-Werte, hochgerechnete Terminal F-Werte, Steigungen der Regressiongeraden der Q-Werte gegen die Zeit mit Standardfehlern, Achsenabschnitte der Geraden mit Standardfehlern.

Sprott in Subdiv. 25 – Gewichtungsfaktoren für "Laurec-Shepherd"-Tuning

1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
0.026	0.148	0.348	0.569	0.759	0.893	0.967	0.996	1.000

Sprott in Subdiv. 25 – Residuen der logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten q

Altersklasse	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	-0.35	1.55	-1.62	-0.43	-0.81	0.99	-0.47	0.78	0.00
2	0.28	0.91	-0.70	-0.40	-0.78	-0.22	0.52	0.62	0.00
3	0.17	0.00	0.27	0.05	-0.13	-0.45	-0.06	0.43	0.00
4	0.78	-0.10	-0.36	-0.40	0.65	-0.47	-0.24	0.50	0.00
5	3.25	-0.10	-0.60	0.48	0.97	-0.98	0.72	-0.69	0.00
6	2.27	3.47	-0.63	0.51	0.09	-3.14	1.37	0.77	0.00

Sprott in Subdiv. 25 – Fischereiliche Sterblichkeiten

Altersklasse	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
1	0.007	0.01	0.025	0.004	0.014	0.026	0.003	0.007	0.049
2	0.031	0.031	0.023	0.019	0.046	0.039	0.109	0.07	0.176
3	0.017	0.086	0.121	0.093	0.117	0.155	0.067	0.266	0.354
4	0.108	0.114	0.299	0.348	0.247	0.229	0.108	0.152	0.381
5	0.872	0.092	0.297	0.505	0.345	0.487	0.167	0.05	0.325
6	1.019	1.945	0.517	0.428	0.512	0.803	0.224	0.087	0.176
7	0.666	0.717	0.371	0.427	0.368	0.506	0.166	0.096	0.361

Sprott in Subdiv. 25 – mittlere logarithmierte Fangbarkeitskoeffizienten (q) mit Standardfehler, partielle und hochgerechnete fischereiliche Sterblichkeiten, Steigung und Achsenabschnitt der Regression log (q) gegen Zeit mit entsprechenden Standardfehlern und Terminal-F Werte 1992

Altersklasse	mittleres log(q)	Standardfehler	part. F	Terminal F	Steigung	Standardfehler	Achsenabschnitt	Standardfehler
1	-9.54	0.723	0.0001	0.0486	0.136	0.142	-9.536	0.279
2	-7.81	0.475	0.0004	0.1756	0.132	0.086	-7.806	0.183
3	-7.01	0.246	0.0009	0.3538	0.025	0.051	-7.010	0.095
4	-6.84	0.379	0.0011	0.3813	0.048	0.077	-6.841	0.146
5	-7.46	0.675	0.0006	0.5247	-0.076	0.138	-7.460	0.260
6	-7.78	1.405	0.0004	0.1757	0.023	0.294	-7.785	0.543

koeffizienten. Allerdings waren die Standardfehler der Steigungen im Gegensatz zum Hering relativ hoch, der Trend also weniger abgesichert. Auch die Standardfehler der mittleren Q-Werte waren mit 0.42-1.98 sehr hoch.

Im endgültigen Tuning-Lauf wurde daher das Jahr 1983 ausgeschlossen und die früheren Jahre mit einem geringen Gewichtungsfaktor belegt (Tab. 70). Dieser Tuning-Lauf resultierte in Steigungen der Regressionsgeraden von Q gegen die Zeit von nahezu 0 in den Altersklassen 3-6. Nur in den Altersklassen 1 und 2 ergaben sich nicht signifikante positive Steigungen. Die Standardfehler der mittleren Q-Werte reduzierten sich in den wichtigsten Altersklassen 2-4 (höchste Anteile am Fang) auf Werte von 0.25-0.48, während die Altersklassen 1, 5 und 6 noch hohe Standardfehler aufwiesen. Die Terminal-F Werte lagen 29-57% unter den im 1. Lauf geschätzten Werten. Die mittleren F-Werte (ungewichtetes Mittel der Altersklassen 3-5) lagen zu Beginn der 80er Jahre auf hohem Niveau von 0.47-0.86 (Anhangstab. 33). Nach einem starken Abfall bis 1985 auf 0.10 lagen die mittleren F-Werte im Zeitraum 1986-1989 bei 0.24-0.32, fielen aber 1990 und 1991 auf 0.11 bzw. 0.16. Das Tuning erbrachte für 1992 erneut eine relativ hohe mittlere fischereiliche Sterblichkeit von 0.42.

5.5.4 Populationsanzahlen in der Subdiv. 25 zu Beginn des Jahres

Die mittels MSVPA und den Horizontalverteilungen aus den Hydroakustik-Aufnahmen sowie aus der alternativen VPA errechneten Populationsanzahlen an Hering und Sprot in Subdiv. 25 (Altersklasse 1+ zu Beginn des Jahres) sind den Abb. 88 und 89 zu entnehmen. Die entsprechenden altersspezifischen Werte sind in den Anhangstab. 32, 33 und 34 aufgeführt.

Für den Hering ergaben sich im Zeitraum von 1986 bis 1992 ähnliche Populationsanzahlen aus beiden Methoden (Abb. 88). Danach reduzierte sich die Population von 7.3 auf $4.3 \cdot 10^9$ (MSVPA) bzw. von 9.0 auf $4.5 \cdot 10^9$ Individuen (VPA). Die maximale Abweichung zwischen den beiden Methoden lag in diesem Zeitraum unter 20%. Allerdings zeigte sich im Zeitraum 1981-1985 aus der VPA eine deutlichere Reduktion von 17.4 auf $12.0 \cdot 10^9$ Individuen. Die entsprechenden Anzahlen aus der MSVPA zeigten zwar den gleichen Trend, waren aber um 41-27% geringer.

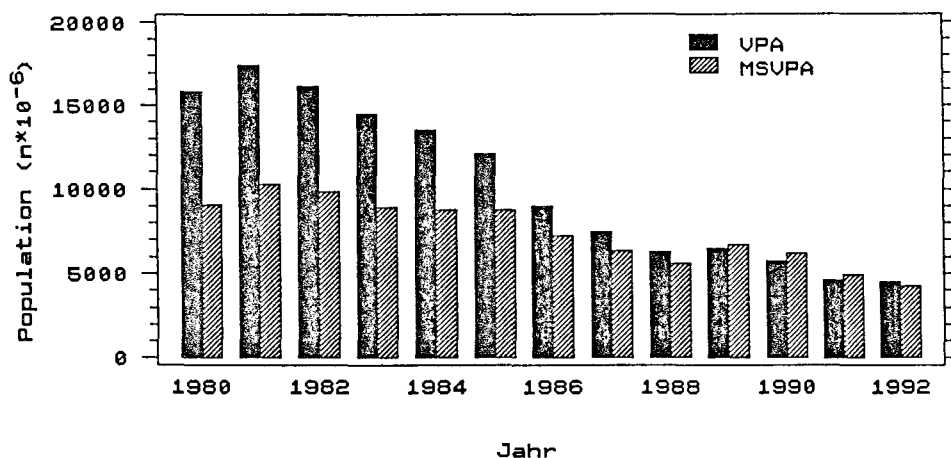


Abb. 88 Heringspopulation in Subdiv. 25: auf Basis von MSVPA-Ergebnissen und mittels VPA bestimmte Populationsanzahlen ($n \cdot 10^6$) der Altersklasse 1+ im Zeitraum 1980-1992.

Für den Sprott ergaben MSVPA und VPA ebenfalls sehr ähnliche Trends in den Populationsanzahlen mit maximalen Werten in den Jahren 1983 und 1984 und ebenfalls relativ hohen Werten 1991 und 1992 (Abb. 89). Vor allem bei hohen Populationsanzahlen lagen die mittels MSVPA errechneten Anzahlen jedoch deutlich über den Abschätzungen aus der VPA (maximal 39%). Ausgehend von einer Population von 10.5 bzw. $10.9 \cdot 10^9$ Individuen (MSVPA bzw. VPA) im Jahr 1988, stieg die Population auf 30.0 bzw. $21.2 \cdot 10^9$ Individuen im Jahr 1992 an. In den zur Abschätzung der Konsumption an Jugendstadien von Dorsch und Sprott herangezogenen Jahren 1988, 1990 und 1991 waren die auf Basis der VPA bestimmten Populationsanzahlen um 4% höher bzw. um 29 und 38% niedriger als die entsprechenden Werte aus der MSVPA.

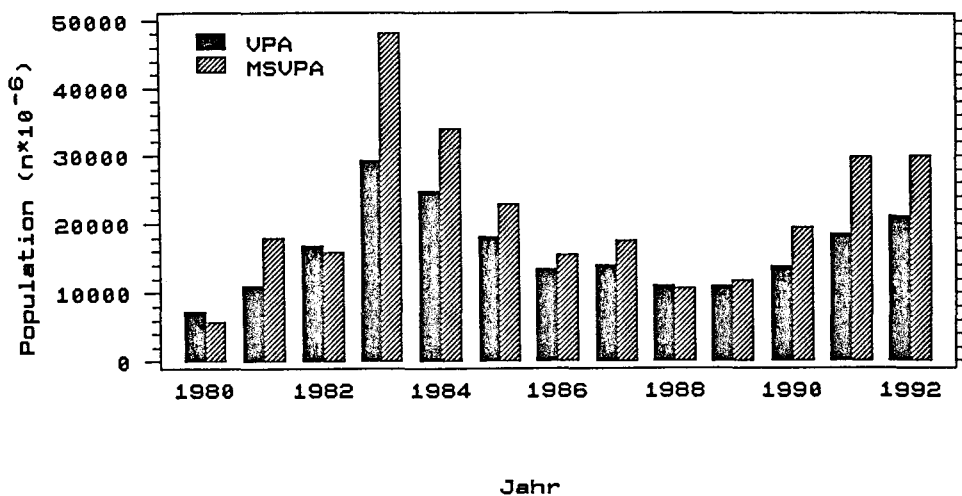


Abb. 89 Sprottpopulation in Subdiv. 25: auf Basis von MSVPA-Ergebnissen und mittels VPA bestimmte Populationsanzahlen ($n \cdot 10^{-6}$) der Altersklasse 1+ im Zeitraum 1980-1992.

5.5.5 Saisonale räumliche Verteilung von Hering und Sprott in der Subdiv. 25

Die Abschätzungen der Biomassen von Hering und Sprott für die Subdiv. 25 und das Bornholm Becken (Gebiete innerhalb der 60 m- und 80 m-Tiefenlinie) aus den zu verschiedenen Jahreszeiten 1979-1992 durchgeführten Hydroakustik-Aufnahmen sind in Tab. 71 und 72 dargestellt.

Obwohl die jährliche Variabilität in den Abschätzungen vor allem im Mai/Juni und Juli/August sehr hoch ist, lassen die relativen Anteile der Biomassen im Bornholm Becken im Vergleich zur gesamten Subdiv. 25 durchaus Rückschlüsse auf die saisonale horizontale Verteilung der beiden Arten zu. So zeigten sich im Mai/Juni im Gebiet des zentralen Beckens (> 80 m Tiefe) konstant niedrige Anteile an Heringsbiomassen von 3-11% verglichen mit dem Flächenanteil des Gebietes von 13% an der gesamten Fläche der Subdiv. 25. Auch für das von der 60 m-Tiefenlinie umschlossene Gebiet des Bornholm Beckens wurden, mit Ausnahme einer Aufnahme im Mai/Juni 1983, geringe Anteile von 13-29% bei einem Flächenanteil von 33% festgestellt. Im Juli/

August sah das Bild für den Hering uneinheitlicher aus. Die prozentualen Anteile im gesamten Becken lagen bei 15-53% und im zentralen Becken bei 4-48%. Die jährlichen Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober ergaben entsprechende Biomassen-anteile von 23-57% und 7-47%. Unter Annahme einer von Jahr zu Jahr gleichmäßigen Verteilung der Heringe in der Subdiv. 25 und ohne Berücksichtigung altersspezifischer Verhaltensweisen halten sich im Mai/Juni im Mittel 20 bzw. 8% der Heringsbiomasse im Bornholm Becken (innerhalb der 60 und 80 m Tiefenlinie) auf. Verglichen mit den Flächenanteilen von 33 und 13% zeigt sich also, daß im Mai/Juni die Heringsbiomasse im Bornholm Becken unterrepräsentiert ist. Im Juli/August wurden 31 und 22% und im Oktober 35 und 19% der Biomassen in den entsprechenden Gebieten des Bornholm Beckens festgestellt. Während für das von der 60 m-Tiefenlinie umschlossene Becken die Biomassenanteile weitgehend dem Flächenanteil entsprechen, deutet sich für das zentrale Becken eine Konzentration der Biomasse an.

Tab. 71 Heringspopulationen im Bornholm Becken in Relation zur Population in der gesamten Subdiv. 25: Biomassen (Altersklasse 0+ in 10^3 t) in Gebieten des Bornholm Beckens (Wassertiefen > 60 m und > 80 m) und der Subdiv. 25 aus Hydroakustik-Aufnahmen zu unterschiedlichen Jahreszeiten 1978-1991, prozentualer Anteil der Populationen in den Teilgebieten an den Biomassen der Subdiv. 25 und Abdeckung durch die Hydroakustik-Aufnahmen (in Sm^2).

Monat	Jahr	Hering - Biomassen (in 10^3 t) Alter 0+ Subdiv.25	Bornholm Becken		Biomassenanteil an der Subdiv. 25 (%)		Abdeckung Subdiv.25 (Sm^2)
			> 60 m	> 80 m	> 60 m	> 80 m	
Mai/Juni	1979	88.0	14.3	6.0	16.2	6.8	9740
Mai/Juni	1981	22.6	2.8	0.8	12.6	3.3	8700
Mai/Juni	1983	53.4	9.7	4.0	18.2	7.5	5754**
Mai/Juni	1983	200.1	89.2	22.7	44.6	11.3	4649*
Mai/Juni	1985	10.9	3.2	1.2	29.3	10.9	4647*
Juli/August	1981	505.2	85.7	20.6	17.0	4.1	4650*
Juli/August	1983	298.8	119.5	72.8	40.0	24.4	4650*
Juli/August	1987	119.9	63.7	57.8	53.1	48.2	10111
Juli/August	1988	91.2	13.6	9.1	14.9	10.0	4650*
Oktober	1978	671.0	114.4	44.8	30.7	6.7	9806
Oktober	1979	336.0	147.5	130.9	43.9	39.0	8996
Oktober	1980	253.0	95.5	79.3	37.7	31.4	9396
Oktober	1981	335.5	119.9	42.0	35.7	12.5	9272
Oktober	1982	238.6	60.6	16.7	25.4	7.0	8735
Oktober	1985	109.2	29.9	13.4	27.4	12.3	9110
Oktober	1986	257.0	108.3	56.6	42.2	22.0	9466
Oktober	1987	174.9	99.4	81.9	56.8	46.9	9596
Oktober	1988	254.4	58.0	26.6	22.8	10.5	9706
Oktober	1990	280.9	89.8	32.4	32.0	11.5	9706
Oktober	1991	173.8	54.7	13.0	31.4	7.5	9195

* hochgerechnet auf die gesamte Subdiv. 25 bzw. das Bornholm Becken, abgedeckt wurde die polnische Fischereizone mit ca. 73 bzw. 81% der im Mittel während der Hydroakustik-Aufnahmen abgedeckten Flächen der Subdiv. 25 bzw. des Bornholm Beckens

** hochgerechnet auf die im Mittel abgedeckten Flächen der Subdiv. 25-28 und 25 sowie des Bornholm Beckens

Für den Sprot ergaben die Hydroakustik-Aufnahmen im Mai/Juni im Gegensatz zum Hering hohe Biomassenanteile von 36-74% und 16-54% im gesamten und zentralen Becken (Tab. 72). Nach Beendigung der Laichzeit im Juli waren lediglich noch 14-

24% und 2-7% der Biomasse in den Gebieten anzutreffen. Mit Ausnahme einer Hydroakustik-Aufnahme im Jahr 1979 mit außergewöhnlich geringen Biomassen in 60-80 m Tiefe lagen die Anteile während der Aufnahmen im Oktober bei 21-60% und 5-41% im gesamten und im zentralen Becken. Die entsprechenden Mittelwerte von 53 und 29% im Mai/Juni zeigen eindeutig die Konzentration der Sprotten im Laichgebiet des Bornholm Beckens. Die Biomassenanteile im Juli/August von 19 und 4% im gesamten und im zentralen Becken belegen die Auswanderungsbewegung der Sprotten nach Beendigung der Laichzeit im Juli. Die mittleren Anteile von 35 und 16% im Oktober entsprechen den Flächenanteilen der Gebiete und weisen auf eine gleichmäßige Verteilung in der Subdivision hin.

Die errechneten mittleren prozentualen Biomassenanteile des Bornholm Beckens an der Subdiv. 25 wurden zum Aufteilen der mittels MSVPA und VPA errechneten Populationen in der Subdiv. 25 verwendet. Dabei wurde davon ausgegangen, daß die Anteile der Biomassen im Oktober repräsentativ für den Zeitraum September bis Februar sind, während die Anteile für den Juli/August lediglich als repräsentativ für die jeweiligen Monate gelten können. Die Werte für den Mai/Juni fanden beim Sprott für die Monate März bis Juni, also den Zeitraum der Laichzeit, Verwendung.

Tab. 72 Sprottpopulationen im Bornholm Becken in Relation zur Population in der gesamten Subdiv. 25: Sprottbiomassen (Altersklasse 0+ in 10^3 t) in Gebieten des Bornholm Beckens (Wassertiefen > 60 m und > 80 m) und der Subdiv. 25 aus Hydroakustik-Aufnahmen zu unterschiedlichen Jahreszeiten 1978-1991, prozentualer Anteil der Populationen in den Teilgebieten an den Biomassen der Subdiv. 25 und Abdeckung durch die Hydroakustik-Aufnahmen (in Sm^2).

Monat	Jahr	Sprott - Biomassen (in 10^3 t) Alter 0+			Biomassenanteil an der Subdiv. 25 (%)		Abdeckung Subdiv.25 (Sm^2)
		Subdiv.25	Bornholm Becken > 60 m	> 80 m	> 60 m	> 80 m	
Mai/Juni	1979	150.0	98.0	59.5	65.3	39.7	9740
Mai/Juni	1981	34.6	17.1	9.4	50.0	27.3	8700
Mai/Juni	1983	70.1	28.9	11.4	41.2	16.2	5754**
Mai/Juni	1983	476.4	280.4	16.4	58.8	34.4	4649*
Mai/Juni	1984	136.6	60.5	24.2	44.3	17.7	6339**
Mai/Juni	1985	274.6	202.5	146.8	73.7	53.5	4647*
Mai/Juni	1986	134.3	48.8	14.4	36.3	10.7	5799**
Juli/August	1981	79.8	11.2	2.5	14.0	3.1	4650*
Juli/August	1983	367.4	65.3	10.0	17.8	2.7	4650*
Juli/August	1987	161.4	34.3	3.1	21.3	1.9	10111
Juli/August	1988	35.8	8.5	2.5	23.9	6.9	4650*
Oktober	1978	49.2	29.7	11.3	60.3	23.0	9806
Oktober	1979	9.5	0.8	0.6	7.9	6.6	8996
Oktober	1980	13.0	4.5	0.7	34.6	4.8	9396
Oktober	1981	41.1	8.8	4.9	21.4	12.0	9272
Oktober	1982	76.1	26.6	9.9	34.9	13.0	8735
Oktober	1985	136.6	78.3	56.1	57.3	41.0	9110
Oktober	1986	64.4	26.9	8.9	41.8	13.7	9466
Oktober	1987	56.4	18.3	3.9	32.4	6.9	9596
Oktober	1988	81.0	24.5	12.1	30.2	14.9	9706
Oktober	1990	79.6	29.4	17.3	37.0	21.7	9706
Oktober	1991	257.6	81.3	35.1	31.6	13.6	9195

* hochgerechnet auf die gesamte Subdiv. 25 bzw. das Bornholm Becken, abgedeckt wurde die polnische Fischereizone mit ca. 73 bzw. 81% der im Mittel während der Hydroakustik-Aufnahmen abgedeckten Flächen der Subdiv. 25 bzw. des Bornholm Beckens

** hochgerechnet auf die im Mittel abgedeckten Flächen der Subdiv. 25-28 und 25 sowie des Bornholm Beckens

Beim Hering wurde für März/April ein Korrekturfaktor aus Einheitsfängen mit dem standardmäßig verwendeten Schwimmschleppnetz berechnet. Dabei wurden die in den Monaten April, Mai/Juni, Juli, August und Oktober 1988-1993 von Sonnenauf- bis Sonnenuntergang erzielten Fänge in Anzahlen pro 30 min. Schleppzeit verglichen. Ein Kolmogoroff-Smirnoff Test zeigte mit Ausnahme des Monats Juli keine signifikanten Abweichungen von einer log-Normalverteilung der Einheitsfänge ($p > 0.05$). Nach dem Hartley-Test konnten die Varianzen für den Hering als homogen klassifiziert werden ($p > 0.05$), während für den Sprott eine Homogenität knapp abgelehnt werden mußte (Tab. 73). Eine Varianzanalyse erbrachte einen hochsignifikanten Unterschied in den Einheitsfängen des Herings im April im Vergleich zu den anderen Monaten, wobei eine Tendenz zu höheren Einheitsfängen im Verlauf des Jahres festgestellt werden konnte (Abb. 90).

Für den Sprott zeigten sich hochsignifikante Unterschiede in den Einheitsfängen mit Maxima im April und Mai im Vergleich zu niedrigeren Werten in den anderen Monaten (Abb. 90). Das Ergebnis für den Sprott bestätigt somit die Übernahme der prozentualen Anteile aus den Hydroakustik-Aufnahmen vom Mai/Juni für die Monate März-/April. Für den Hering wurden die für den Mai/Juni aus den Hydroakustik-Aufnahmen bestimmten Biomassenanteile entsprechend des Verhältnisses der Einheitsfänge (arithmetische Mittel) vom April im Vergleich zum Mai/Juni (Tab. 73) verringert und als Populationsanteile im März/April verwendet.

Tab. 73 Varianzanalytischer Vergleich der logarithmierten Einheitsfänge (n/30 min. Schleppzeit) in verschiedenen Monaten der Jahre 1988-1993 (5% Niveau), Test auf signifikante Abweichung von der Normalverteilung nach Kolmogoroff-Smirnoff (5% Niveau), Test auf Homogenität der Varianzen nach Hartley (5% Niveau) sowie geometrische und arithmetische Mittelwerte.

Hering

Monat	Anzahl Stationen	Signif. Abweich. Normalvert.	Varianz	Homogenität Varianzen	Signif. Unterschiede Fanganzahlen	Geometr. Mittel	Arithmet. Mittel
April	29	nein	1.87	ja	ja	21	46
Mai/Juni	65	nein	1.99			189	410
Juli	60	ja	2.33			238	506
August	18	nein	1.62			379	678
Oktober	11	nein	1.24			558	1302

Sprott

Monat	Anzahl Stationen	Signif. Abweich. Normalvert.	Varianz	Homogenität Varianzen	Signif. Unterschiede Fanganzahlen	Geometr. Mittel	Arithmet. Mittel
April	29	nein	3.62	nein	ja	7561	15422
Mai/Juni	65	nein	6.39			5137	32893
Juli	60	ja	12.31			279	2635
August	18	nein	3.60			316	1535
Oktober	11	nein	1.29			859	1443

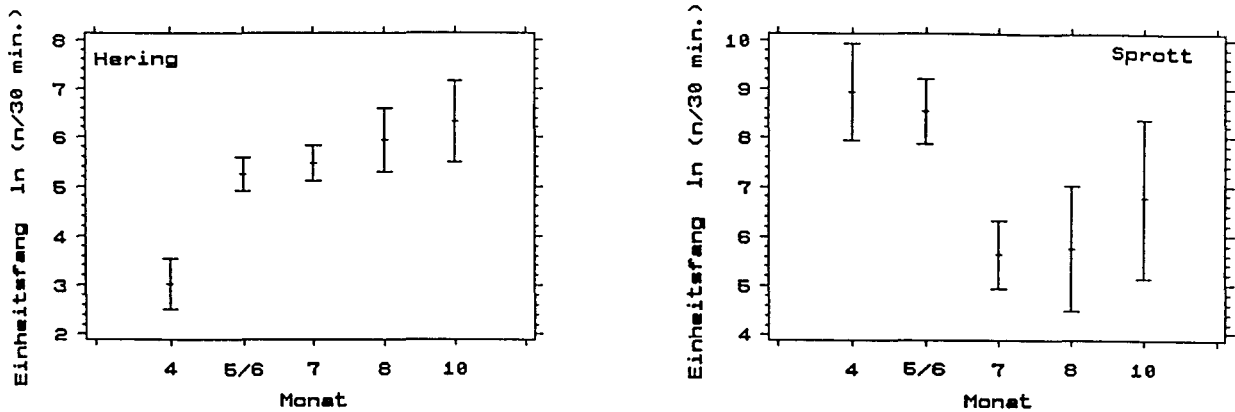


Abb. 90 Einheitsfänge von Hering und Sprott im Bornholm Becken: mittlere logarithmierte Anzahlen pro 30 min. Schleppzeit (Standard-Schwimmschleppnetz) sowie 95% Vertrauensbereich zu unterschiedlichen Jahreszeiten 1988-93.

Zur Überprüfung, ob die signifikanten Unterschiede in den Einheitsfängen zu verschiedenen Monaten auf zeitlichen Trends in den Populationsanzahlen in Kombination mit einer ungleichmäßigen Beprobung unterschiedlicher Monate zurückzuführen sind, wurden die im Mai/Juni 1990-1993 durchgeführten Schleppnetzefänge ebenfalls einer Varianzanalyse unterzogen. Für den Hering ergaben sich hochsignifikante Unterschiede zwischen 1990-92 und 1993 (Anhangstab. 35). Da die höheren Werte im Mai/Juni 1993 auftraten und in diesem Jahr eine Probennahme im April, aber nicht im Juli und späteren Monaten stattfand, kann davon ausgegangen werden, daß die signifikant niedrigeren Einheitsfänge im April kein Artefakt aus der Probennahme in Kombination mit Trends in der Bestandsentwicklung sind. Beim Sprott wurden mit Abstand höchste Einheitsfänge im Jahr 1992 ermittelt. Da Probennahmen relativ gleichmäßig in den Monaten April, Mai/Juni und Juli durchgeführt wurden, können lediglich August und Oktober von Unterschätzungen betroffen sein.

Populationsanzahlen von Hering und Sprott im Bornholm Becken wurden zu verschiedenen Zeitpunkten der Jahre 1987-1992 auf Basis der mittels MSVPA und VPA berechneten altersspezifischen Anzahlen in der Subdiv. 25 und den mittleren Populationsanteilen im Bornholm Becken an den jeweiligen Gesamt-Populationen in der Subdiv. ermittelt (Anhangstab. 36-43). Dabei wurde von einer konstanten fischereilichen und natürlichen Sterblichkeit während des Quartals bzw. des Jahres ausgegangen. Die Tab. 74 und 75 enthalten die Populationsanzahlen (Altersklasse 1+) an Heringen und Sprotten im Bornholm Becken für die Gebiete > 60 und > 80 m zu Beginn des 2. und 3. Quartals 1980-1992. Entsprechend des geringen Anteiles der Heringspopulation im Bornholm Becken an der Gesamt-Population in der Subdiv. 25 im Frühjahr ergaben sich zu Beginn des 2. Quartals geringe Anzahlen von $0.09-0.3$ und $0.04-0.13 \cdot 10^9$ Individuen. Zu Beginn des 3. Quartals lagen die entsprechenden Populationsanzahlen mit $1.2-3.7$ und $0.8-2.4 \cdot 10^9$ Individuen deutlich höher. Bedingt durch den für die Subdiv. 25 festgestellten Trend nahmen die Populationsanzahlen von 1980-92

um 35-44% (MSVPA) und 65-69% (VPA) ab. Dabei waren die mittels MSVPA berechneten Populationsanzahlen im Zeitraum von 1980-1988 geringer als die VPA-Schätzungen (siehe Kapitel 5.5.4).

Tab. 74 Heringspopulationen im Bornholm Becken zur Laichzeit von Dorsch und Sprott: Anzahlen in den Altersklasse 1+ ($n \cdot 10^6$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m und > 80 m zu Beginn des 2. und 3. Quartals 1980-1992 als Ergebnisse der MSVPA bzw. der VPA sowie Hydroakustik-Aufnahmen in der Subdiv. 25.

Jahr	Gebiet mit Wassertiefen > 60 m				Gebiet mit Wassertiefen > 80 m			
	Beginn 2. Quartal		Beginn 3. Quartal		Beginn 2. Quartal		Beginn 3. Quartal	
	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
1980	160	290	1765	3239	64	115	1223	2245
1981	188	324	2136	3664	75	128	1481	2540
1982	181	302	2034	3447	72	120	1410	2390
1983	166	276	1936	3201	66	109	1342	2219
1984	167	260	1961	3043	66	103	1360	2109
1985	168	231	1977	2688	67	91	1371	1863
1986	145	176	1739	2084	57	70	1206	1445
1987	131	149	1605	1790	52	59	1113	1241
1988	114	123	1388	1471	45	49	963	1020
1989	136	129	1689	1553	54	51	1171	1077
1990	130	114	1655	1379	52	45	1147	956
1991	104	94	1340	1153	41	37	929	799
1992	90	91	1151	1121	36	36	798	777

Für den Sprott zeigte sich sowohl saisonal als auch in der Entwicklung der Zeitserie ein umgekehrter Trend (Tab. 75). Die Populationsanzahlen lagen zu Beginn des 2. Quartals bei $2.0-19.9$ und $1.1-10.7 \cdot 10^9$ Individuen in den Gebieten mit Wassertiefen > 60 und > 80 m. Bedingt durch die Auswanderungsbewegung des Sprott am Ende der Laichzeit waren die Populationsanzahlen zu Beginn des 3. Quartals mit $0.4-5.2$ und $0.1-1.0 \cdot 10^9$ Individuen geringer. Entsprechend dem zeitlichen Trend der Populationsentwicklung in der Subdiv.25 (siehe Kapitel 5.5.4) nahm die Population, nach einem intermediären Maximum in den Jahren 1983 und 1984, von 1986-92 um den Faktor 1.6-2.4 zu. Allgemein waren die Populationsgrößen an Sprotten zu Beginn der Laichzeit von Dorsch und Sprott sowohl im zentralen als auch im erweiterten Bornholm Becken substantiell höher als die der Heringe. Zu Beginn des 3. Quartals zeigten sich für Gebiete > 60 m Wassertiefe annähernd gleiche Populationsgrößen. Lediglich in den Jahren 1983-84 und 1990-92 war die Population an Sprott um bis zu einem Faktor 4.3 größer als die der Heringe. Im zentralen Bornholm Becken (> 80 m) war zu Beginn des 3. Quartals 1980-90 die Heringspopulation mit einer abnehmenden Tendenz größer als die Sprottpopulation. Erst in den letzten beiden Jahren waren die Populationsgrößen beider Arten weitgehend identisch.

Tab. 75 Sprottpopulationen im Bornholm Becken zur Laichzeit von Dorsch und Sprott: Anzahlen in den Altersklasse 1+ ($n \cdot 10^{-6}$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m und > 80 m zu Beginn des 2. und 3. Quartals 1980-1992 als Ergebnisse der MSVPA bzw. der VPA sowie Hydroakustik-Aufnahmen in der Subdiv. 25.

Jahr	Gebiet mit Wassertiefen > 60 m				Gebiet mit Wassertiefen > 80 m			
	Beginn 2. Quartal		Beginn 3. Quartal		Beginn 2. Quartal		Beginn 3. Quartal	
	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
1980	2005	2682	430	685	1082	1447	82	131
1981	7094	4382	1821	1219	3829	2365	349	234
1982	6067	6693	1509	1842	3274	3613	289	353
1983	19759	12025	5207	3434	10665	6491	998	658
1984	14135	10750	4031	3226	7630	5802	773	618
1985	9593	7979	2795	2440	5178	4307	536	468
1986	6726	6025	2000	1877	3631	3252	383	360
1987	7912	6390	2338	2013	4271	3449	448	386
1988	4518	4957	1363	1558	2439	2676	261	299
1989	5373	5040	1711	1607	2900	2721	328	308
1990	9276	6577	3074	2168	5007	3550	589	416
1991	14394	8877	4854	2940	7769	4792	931	564
1992	14463	9880	4897	3191	7807	5333	939	612

Die zur Berechnung der konsumierten Anzahlen an Dorscheiern benötigten Populationsgrößen (Altersklasse 1+) von Hering und Sprott im zentralen Bornholm Becken (Wassertiefen > 80 m) sind den Anhangstab. 38, 39, 42 und 43 zu entnehmen. Die zur Abschätzung der täglich konsumierten Mengen an Eiern anderer Arten sowie Fischlarven und Klein-Fischen verwendeten Populationsanzahlen im weiteren Bornholm Becken (Wassertiefen > 60 m) sind in Anhangstab. 36, 37, 40 und 41 dargestellt.

5.6 Tägliche Konsumption durch die Populationen an Hering und Sprott

Im folgenden Kapitel werden die auf der Basis von täglichen Rationen einzelner Individuen und der Populationsgrößen von Hering und Sprott im Untersuchungsgebiet berechneten täglichen Konsumtionen dargestellt. Abgeschätzt wurden die Aufnahmen an gesamter Nahrung und taxonomischen Großgruppen in Gewichtseinheiten sowie Fischeiern, Fischlarven und Klein-Fischen in Anzahlen. Für den Dorsch werden die täglich aufgenommenen Mengen an Fischeiern und Larven zur Einschätzung der Bedeutung des Wegfraßes mit den Abundanzen aus den Ichthyoplankton-Aufnahmen und den ersten Schätzungen der Tagesproduktionen an Dorscheiern verglichen.

5.6.1 Gesamte Nahrung und taxonomische Großgruppen

Die tägliche Konsumption an Biomasse durch die Herings- und Sprottpopulationen im Bornholm Becken (Gebiet innerhalb der 60 m Tiefenlinie) sind für jeden Probennahmetermin, an dem wenigstens drei verschiedene Stationen beprobt wurden, in Tab. 76

und 77 dargestellt. Zusätzlich sind den Tabellen die als Berechnungsgrundlage verwendeten Tagesrationen der Einzelindividuen und die alternativ verwendeten Bestandsgrößen aus der MSVPA und der VPA zu entnehmen.

Tab. 76 Tageskonsumption durch Heringe im Bornholm Becken: täglich konsumierte Biomassen (t), abgeschätzt aus Tagesrationen einzelner Individuen (g) und den Heringspopulationen ($n \cdot 10^6$) in Gebieten mit Wassertiefen > 60 m.

Monat/Jahr	Tages- ration (g)	Population ($n \cdot 10^6$)		Tageskonsumption (t)	
		MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
März 1988	0.33	116	126	38	42
April 1991	0.76	103	92	78	69
Mai 1991	1.52	896	788	1363	1199
Juni 1990	2.23	1098	931	2444	2072
Juli 1987	3.78	1570	1750	5934	6616
Juli 1988	1.96	1407	1437	2764	2822
Juli 1991	2.41	1322	1131	3184	2722
August 1988	0.71	1470	1370	1045	974
August 1991	1.17	1287	1088	1508	1274

Für den Hering im März 1988 und April 1991 resultierten die relativ geringen Tagesrationen (0.3 und 0.8 g pro Individuum) in Kombination mit geringen Populationsgrößen in Tages-Konsumptionen von $0.04-0.08 \cdot 10^3$ t Biomasse. Die parallel mit dem Anstieg der Populationen im Frühsommer ansteigenden Tagesrationen bewirkten einen signifikanten Anstieg in den täglich konsumierten Biomassen von 1.2 und $1.4 \cdot 10^3$ t im Mai 1991, 2.1 und $2.4 \cdot 10^3$ t im Mai/Juni 1990 auf $2.8-6.6 \cdot 10^3$ t im Juli. Dabei ist die berechnete Tageskonsumption im Juli 1987 höher als in den nachfolgenden Jahren. Dies erklärt sich einerseits aus einer in den letzten Jahren abnehmenden Heringspopulation andererseits aus einer außergewöhnlich hohen Tagesration von 3.8 g pro Hering im Juli 1987. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß die Anzahl an abgedeckten Stationen im Gegensatz zum Juli 1988 und 1991 gering war. Aufgrund von abnehmenden Tagesrationen (0.7-1.2 g pro Hering) lag die Tageskonsumption im August 1988 und 1991 mit $1.0-1.5 \cdot 10^3$ t wieder in der Größenordnung der Mai-Werte.

Zur Verwendung unterschiedlicher Populationsgrößen aus der MSVPA und der VPA läßt sich feststellen, daß die dadurch bedingte Variabilität in den geschätzten Tageskonsumptionen weitaus geringer war als die festgestellten saisonalen Variationen.

Für den Sprott ergab sich ein uneinheitlicheres Bild (Tab. 77). Im März und April 1988 errechneten sich niedrige Tageskonsumptionen von $0.6-0.9 \cdot 10^3$ t Biomasse. Trotz ebenfalls relativ geringer Tagesration (0.23 g pro Individuum) lag die konsumierte Biomasse im April 1991 deutlich höher. Der Unterschied erklärt sich aus den angestiegenen Populationsgrößen der Sprotten im Bornholm Becken, wobei entsprechend der höheren Schätzung aus der MSVPA die berechnete Zehrung von $3.3 \cdot 10^3$ t um 39% über der alternativ auf Basis der VPA Ergebnisse errechneten Konsumption von $2.0 \cdot 10^3$ t lag. Entsprechend der positiven Populationsentwicklung bei identischen Tagesrationen (0.55 g pro Sprott) war die konsumierte Biomasse im Mai 1991

Tab. 77 Tageskonsumption durch Sprotten im Bornholm Becken: täglich konsumierte Biomassen (t), abgeschätzt aus Tagesrationen einzelner Individuen (g) und den Sprottpopulationen ($n \cdot 10^{-6}$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m.

Monat/Jahr	Tagesration (g)	Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption (t)	
		MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
März 1988	0.13	4677	5084	585	635
April 1988	0.18	4376	4833	775	855
April 1991	0.23	14202	8733	3252	2000
Mai 1991	0.55	13825	8451	7659	4682
Juni 1990	0.55	8689	4691	4770	2575
Juli 1991	1.02	4808	2893	4885	2939
August 1988	0.47	1313	1444	610	672
August 1991	0.68	4718	2799	3189	1892

mit 4.7 und $7.7 \cdot 10^3$ t höher als die im Mai/Juni 1990 bestimmte Zehrung (2.6 und $4.5 \cdot 10^3$ t). Bedingt durch die Auswanderung der Sprotten aus dem Bornholm Becken zum Ende ihrer Laichzeit wurde für den Juli 1991, trotz annähernd doppelter Tagesration (1.02 g), ein in der Größenordnung vergleichbarer Biomassenkonsum von 2.9 und $4.9 \cdot 10^3$ t berechnet. Im August 1988 lag der Konsum bei 0.6 und $0.7 \cdot 10^3$ t im Vergleich zu 1.9 und $3.2 \cdot 10^3$ t im August 1991. Neben einer höheren Tagesration (0.47 gegenüber 0.68 g pro Individuum) war der Populationsanstieg um den Faktor 3.6 (MSVPA) bzw. 1.9 (VPA) von 1988 auf 1991 ausschlaggebend für die deutlich höhere Konsumption.

Die von der Heringspopulation im Bornholm Becken pro Tag konsumierten Biomassen an taxonomischen Großgruppen sind für die beiden alternativen Populationsgrößen aus der MSVPA und der VPA in Anhangstab. 43 aufgeführt. Je nach Jahreszeit lag die Konsumption an Copepoden bei < 0.01 - $5.5 \cdot 10^3$ t pro Tag, während andere Großgruppen mit maximal $0.5 \cdot 10^3$ t (Cladoceren), $0.7 \cdot 10^3$ t (Mysidacea), $0.2 \cdot 10^3$ t (Polychaeta) und $0.1 \cdot 10^3$ t (Pisces und Sonstiges) von untergeordneter Bedeutung waren.

Die entsprechenden Werte für den Sprott (Anhangstab. 44) zeigten ebenfalls hohe Konsumtionen von Copepoden (bis zu $4.6 \cdot 10^3$ t im Mai 1991 bei Zugrundelegung der Population aus der MSVPA), aber auch eine hohe Zehrung an Cladoceren (maximal $2.2 \cdot 10^3$ t ebenfalls im Mai 1991).

5.6.2 Jugendstadien

Zur Berechnung der täglich von den Herings- und Sprottpopulationen gefressenen Anzahlen an Fischeiern fanden lediglich die mittels Methode 1 und 2 abgeschätzten Tagesrationen (siehe Kapitel 5.4.4) Verwendung. Die Ergebnisse der 3. Methode, basierend auf konstanten Verdauungszeiten, wurden aufgrund der festgestellten generellen Unterschätzung der Tagesrationen (Kapitel 5.4.5) nicht berücksichtigt.

Die Tageskonsumtionen an Dorscheiern durch die Heringspopulation im Bornholm Becken (abgeschätzt mittels MSVPA und VPA) sind in Tab. 78 dargestellt.

Tab. 78 Tageskonsumption an Dorscheiern durch Heringe im Bornholm Becken: täglich konsumierte Anzahlen an Dorscheiern ($n \cdot 10^9$), abgeschätzt mittels Tagesrationen (Methode 1 und 2) und Heringspopulationen aus der MSVPA und VPA ($n \cdot 10^6$) im Gebiet mit Wassertiefen > 80 m.

Monat/Jahr	Tagesration Dorscheier		Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption Dorscheier ($n \cdot 10^{-9}$)			
	Methode 1	Methode 2	MSVPA	VPA	Methode 1		Methode 2	
					MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
April 1991	14.6	10.7	41	36	<1	<1	<1	<1
Mai 1991	43.5	37.8	355	312	15	14	13	12
Juni 1990	30.7	24.2	435	368	13	11	11	9
Juli 1988	17.7	11.7	976	996	17	18	11	12
Juli 1991	58.1	50.1	917	784	53	46	46	39
August 1991	10.4	6.5	893	754	9	8	6	5

Relativ geringe Zehrungen ergaben sich für alle Alternativen im April 1991 mit weniger als $1 \cdot 10^9$ gefressenen Dorscheiern. Dieses erklärt sich in erster Linie aus der geringen Populationsgröße des Herings im Bornholm Becken zur Laichzeit der Frühjahrslaicher. Im Mai/Juni 1990 und 1991 sowie im Juli 1988 lagen die konsumierten Anzahlen bei einheitlich $9-17 \cdot 10^9$ Eiern. Dabei wurde im Juli 1988 geringere Tagesration (17.7 und 11.7 gegenüber 24.2-43.5 Dorscheier pro Hering) durch 2.2-3.2 fach höhere Populationsanzahlen ausgeglichen. Die Tagesration im Juli 1991 war mit 58.1 und 50.1 Eiern pro Hering deutlich höher und resultierte in $43-53 \cdot 10^9$ gefressenen Dorscheiern pro Tag. Im nachfolgenden Monat August lag die tägliche Zehrung aufgrund der niedrigeren Tagesrationen nur noch bei $5-9 \cdot 10^9$ Eiern.

Der berechnete tägliche Wegfraß an Dorscheiern durch die Sprottpopulation im Bornholm Becken (Tab. 79) lag im April 1991 und im Mai/Juni 1990 bei $67-256 \cdot 10^9$ Eiern. Dabei war die Tagesration an Dorscheiern zum ersten Zeitpunkt mit 33.4 (Methode 1) und 17.8 Eiern pro Individuum (Methode 2) zwar niedriger als im Mai/Juni 1990 (48.6 und 26.8 Eier pro Sprott), aber die positive Bestandsentwicklung resultierte in größeren Räuberpopulationen im Jahr 1991. Entsprechend diesem Trend und der hohen Tagesrationen von 84.7 und 47.4 Dorscheiern ergaben sich im Mai 1991 mit $216-632 \cdot 10^9$ Eiern hohe Tageskonsumtionen. Im Juli 1991 entsprachen

Tab. 79 Tageskonsumption an Dorscheiern durch Sprotten im Bornholm Becken: täglich konsumierte Anzahlen an Dorscheiern ($n \cdot 10^9$), abgeschätzt mittels Tagesrationen (Methode 1 und 2) und Sprottpopulationen aus der MSVPA und VPA ($n \cdot 10^6$) im Gebiet mit Wassertiefen > 80 m.

Monat/Jahr	Tagesration Dorscheier		Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption Dorscheier ($n \cdot 10^{-9}$)			
	Methode 1	Methode 2	MSVPA	VPA	Methode 1		Methode 2	
					MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
April 1991	33.4	17.8	7666	4714	256	157	136	84
Mai 1991	84.7	47.4	7462	4561	632	386	354	216
Juni 1990	48.6	26.8	4691	2484	228	121	126	67
Juli 1991	49.8	32.8	922	555	46	28	30	18
August 1991	0.0	0.0	904	537	0	0	0	0

die Tagesrationen pro Fisch zwar den Werten von Mai/Juni 1990, bedingt durch die Auswanderung der Sprotten am Ende ihrer Laichzeit waren die konsumierenden Populationen allerdings kleiner als in den Vormonaten. Entsprechend gering waren die ermittelten Tageskonsumptionen ($18-46 \cdot 10^9$ Dorscheier).

Bei einem Vergleich der für jeden Probennahmetermin abgeschätzten Tageskonsumptionen lieferten die 4 verschiedenen Abschätzungen (Tagesration nach Methode 1 und 2 gekoppelt mit Populationen aus der MSVPA und der VPA) beim Hering jeweils ähnliche Ergebnisse, während die minimalen und maximalen Schätzungen beim Sprott um den Faktor 2.6-3.4 differierten. Höchste Anzahlen an pro Tag gefressenen Dorscheiern lieferte durchgehend die Methode 1 gekoppelt mit den Ergebnissen aus der MSVPA. Geringste Tageskonsumptionen erzielte entsprechend eine Verknüpfung von Methode 2 und den Ergebnissen aus der VPA. Die beiden verbleibenden Kombinationen schätzten insgesamt sehr ähnliche mittlere Konsumtionen.

Beim Vergleich der beiden Bruträuberarten lagen die minimalen Schätzungen der Tageskonsumptionen für den Sprott in den Monaten April und Mai 1991 sowie im Mai/Juni 1990 um ein Vielfaches über den maximalen Schätzungen für den Hering. Lediglich im Juli 1991 wurden höhere Tageskonsumptionen für den Hering berechnet. Ein Wegfraß von Dorscheiern auf einem niedrigen Niveau fand im August 1991 ausschließlich durch Heringe statt.

Die basierend auf den Anteilen unterschiedlicher Entwicklungsstadien an Dorscheiern in den Mägen von Hering und Sprott geschätzten minimalen und maximalen Tageskonsumptionen an einzelnen Entwicklungsstadien von Dorscheiern durch die Populationen an Hering und Sprott sind der Anhangstab. 45 zu entnehmen.

Die Tageskonsumption an Sprotteiern durch die Heringspopulation im Bornholm Becken (Tab. 80) lag im März 1988 und April 1991 bei sehr geringen Werten von $1-4 \cdot 10^9$ Eiern. Bei ähnlichen Tagesrationen (27-35 Sprotteier pro Hering) im April 1991 und im Mai/Juni 1990 waren die konsumierten Anzahlen zum letzteren Termin mit $26-38 \cdot 10^9$ Eiern, aufgrund der im Laufe des Frühjahrs ansteigenden Populationsanzahlen, deutlich höher. Maximale Tageskonsumptionen von $73-96 \cdot 10^9$ Sprotteiern ergaben sich bedingt durch hohe Tagesrationen (106.9 und 93 Eier pro Fisch) für den Mai 1991. Die Tageskonsumptionen im Juli waren mit $8-16 \cdot 10^9$ Eiern einheitlich gering, was sich aus niedrigen Tagesrationen (5.7-11.8 Eier pro Hering) erklärt. Die sehr geringe Konsumtion im August ist in erster Linie auf die Tatsache zurückzuführen, daß nach Beendigung der Laichzeit der Sprotte im Juli kaum Sprotteier im Nahrungsangebot vorhanden waren (siehe Kapitel 5.2.1.2).

Mit Ausnahme des März 1988 und August 1991 war der tägliche Wegfraß an Sprotteiern durch die Sprottpopulation im Bornholm Becken erheblich höher als durch die Heringspopulation (Tab. 81). So resultierten die hohen Tagesrationen von 171 (Methode 1) und 91 Eiern pro Individuum (Methode 2), bei gleichzeitig hohen Populationen im April 1991, in $796-2430 \cdot 10^9$ konsumierten Sprotteiern pro Tag. Im nachfolgenden Monat wurden bedingt durch noch höhere Tagesrationen (233 und 130 Eier) ein Wegfraß von $1102-3225 \cdot 10^9$ Sprotteiern durch Kannibalismus geschätzt. Obwohl

Tab. 80 Tageskonsumption an Sprotteiern durch Heringe im Bornholm Becken: täglich konsumierte Anzahlen an Sprotteiern ($n \cdot 10^{-9}$), abgeschätzt mittels Tagesrationen (Methode 1 und 2) und Populationen aus der MSVPA und VPA ($n \cdot 10^{-6}$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m.

Monat/Jahr	Tagesration Sprotteier		Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption Sprotteier ($n \cdot 10^{-9}$)			
	Methode 1	Methode 2	MSVPA	VPA	Methode 1		Methode 2	
					MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
März 1988	8.5	6.3	116	126	1	1	1	1
April 1991	37.0	27.0	103	92	4	3	3	2
Mai 1991	106.9	93.0	896	788	96	84	83	73
Juni 1990	34.9	27.5	1098	931	38	32	30	26
Juli 1988	8.6	5.7	1407	1437	12	12	8	8
Juli 1991	11.8	10.2	1322	1131	16	13	13	12
August 1991	0.1	0.1	1287	1088	<1	<1	<1	<1

die Populationsgrößen an Sprotten im Mai/Juni 1990 um ca. 30% niedriger waren als im entsprechenden Monat des Jahres 1991 wurden, aufgrund von sehr hohen Tagesrationen (660 bzw. 330 Eier pro Individuum), maximale Konsumptionswerte mit $2030-5213 \cdot 10^9$ Sprotteiern berechnet. Im Juli 1991 reduzierte sich sowohl die Tagesration (81 und 53 Eier) als auch die Populationsanzahlen um 66% gegenüber dem Mai 1991. Dieses wirkte sich in deutlich reduzierten täglichen Konsumtionen aus ($154-388 \cdot 10^9$ Sprotteier).

Tab. 81 Tageskonsumption an Sprotteiern durch Sprotten im Bornholm Becken: täglich konsumierte Anzahlen an Sprotteiern ($n \cdot 10^{-9}$), abgeschätzt mittels Tagesrationen (Methode 1 und 2) und Populationen aus der MSVPA und VPA ($n \cdot 10^{-6}$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m.

Monat/Jahr	Tagesration Sprotteier		Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption Sprotteier ($n \cdot 10^{-9}$)			
	Methode 1	Methode 2	MSVPA	VPA	Methode 1		Methode 2	
					MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
März 1988	2.0	1.2	4677	5084	9	10	6	6
April 1991	171.1	91.2	14202	8733	2430	1494	1295	796
Mai 1991	233.3	130.4	13825	8451	3225	1972	1803	1102
Juni 1990	600.0	330.7	8689	6140	5213	3684	2873	2030
Juli 1991	80.7	53.2	4808	2893	388	233	256	154
August 1991	0.0	0.0	4718	2799	0	0	0	0

Die minimalen und maximalen Tageskonsumtionen an Flunder- und Seequappeneiern durch die Populationen an Hering und Sprott im Bornholm Becken sind der Anhangstab. 46 zu entnehmen. Die pro Tag von Heringen verzehrten Eier beider Arten lagen bei maximal 3 bzw. $5 \cdot 10^9$ Eiern im Mai/Juni 1990 bzw. im Juli 1988. Die Tageskonsumtionen an Flundereiern durch Sprotten war mit $106-946 \cdot 10^9$ Eiern im März 1988 und April 1991 deutlich höher. Im Mai/Juni 1990 und 1991 wurden von Sprotten noch $70-278 \cdot 10^9$ Eiern gefressen, was auch die Größenordnung der maximalen Zehrung an Seequappeneiern im April und Mai 1991 war.

Tab. 82 und 83 enthält die Tageskonsumptionen an Fischlarven durch die Populationen an Hering und Sprott im Bornholm Becken abgeschätzt auf Basis einer konstanten Verdauungszeit von 2 Stunden.

Tab. 82 Tageskonsumption an Fischlarven durch Heringe im Bornholm Becken: täglich konsumierte Anzahlen an Larven insgesamt, an Dorsch- und Sprottlarven ($n \cdot 10^{-6}$), abgeschätzt mittels Tagesrationen (mittlere Verdauungszeit 2 Std.) und Heringspopulationen aus der MSVPA und VPA ($n \cdot 10^{-6}$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m.

Monat/Jahr	Tagesration Fischlarven			Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption Fischlarven ($n \cdot 10^{-6}$)					
	Total	Dorsch	Sprott	MSVPA	VPA	Total		Dorsch		Sprott	
						MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
März 1988	0.062	0.023	0.039	116	126	7	8	3	3	5	5
April 1991	0.014	0.001	0.010	103	92	1	1	0	0	1	1
Mai 1991	0.084	0	0.084	896	788	75	66	0	0	75	66
Juni 1990	0.463	0	0.463	1098	931	508	431	0	0	508	431
Juli 1988	0.006	0.001	0.005	1407	1437	8	8	1	1	7	7
Juli 1991	0.019	0.019	0	1322	1131	25	22	25	21	0	0
August 1991	2.224	0.255	1.969	1287	1088	2863	2420	328	277	2535	2143

In den Monaten März 1988, April 1991 und Juli 1988 waren die geschätzten Tageskonsumptionen durch Heringe unabhängig von der zugrundegelegten Bestandsabschätzung mit $< 0.01 \cdot 10^9$ Fischlarven sehr gering. Dabei waren die Tagesrationen an Fischlarven pro Hering im März 1988 im Vergleich zum April und Juli 1988 zwar höher, aber die Populationsgröße entsprechend der Jahreszeit auf einem niedrigeren Niveau. Leicht erhöhte Tageskonsumptionen von $0.02-0.08 \cdot 10^9$ Fischlarven wurden für den Mai und Juli 1991 berechnet, während im Mai/Juni 1990 und im August 1991 die von der Heringspopulation täglich aufgenommenen Larvenanzahlen aufgrund relativ hoher Tagesrationen und Populationsgrößen maximale Werte erreichten ($0.4-2.9 \cdot 10^9$ Larven).

Die von der Heringspopulation pro Tag konsumierten Anzahlen an Dorschlarven sind mit Ausnahme des Monats August 1991 zu allen Probennahmeterminen sehr gering ($< 0.03 \cdot 10^9$ Larven). Der für den August 1991 geschätzte Wert betrug $0.3 \cdot 10^9$ Larven. Die Anzahlen an von Hering gefressenen Sprottlarven waren in der Regel ebenfalls gering ($< 0.08 \cdot 10^9$ Larven). Nur im Mai/Juni 1990 und August 1991 waren die Tageskonsumptionen mit $0.4-2.5 \cdot 10^9$ Sprottlarven höher.

Für die Sprottpopulation wurde im April und August 1991 kein und im Mai 1991 nur ein geringer Wegfraß von 0.05 und $0.07 \cdot 10^9$ Fischlarven berechnet (Tab. 83). Mittlere Tageskonsumptionen wurden für den März 1988 und Juli 1991 und höchste Werte für den Mai/Juni 1990 ($39.6-56.1 \cdot 10^9$ Larven) ermittelt.

Die Konsumtion an Dorschlarven durch die Sprottpopulation war zu allen Probennahmeterminen niedrig ($< 0.02 \cdot 10^9$ Larven). Lediglich im Mai/Juni 1990 und im Juli 1991 wurden $0.1-0.6 \cdot 10^9$ Larven pro Tag gefressen. Der Kannibalismus an Sprottlarven war mit 38.8 und $55.0 \cdot 10^9$ Larven im Mai/Juni 1990 sehr viel höher als zu allen anderen Probennahmeterminen.

Tab. 83 Tageskonsumption an Fischlarven durch Sprotten im Bornholm Becken: täglich konsumierte Anzahlen an Larven insgesamt, an Dorsch- und Sprottlarven ($n \cdot 10^{-6}$), abgeschätzt mittels Tagesrationen (mittlere Verdauungszeit 2 Std.) und Sprottpopulationen aus der MSVPA und VPA ($n \cdot 10^{-6}$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m.

Monat/Jahr	Tagesration Fischlarven			Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption Fischlarven ($n \cdot 10^{-6}$)					
	Total	Dorsch	Sprott	MSVPA	VPA	Total	MSVPA	VPA	Dorsch	MSVPA	VPA
März 1988	0.360	0	0	4677	5084	1686	1832	0	0	0	0
April 1991	0	0	0	14202	8733	0	0	0	0	0	0
Mai 1991	0.005	<0.001	0.005	13825	8451	74	46	<14	<8	69	42
Juni 1990	6.457	0.069	6.327	8689	6140	56104	39646	600	424	54975	38848
Juli 1991	0.193	0.048	0.145	4808	2893	927	558	231	139	697	419
August 1991	0	0	0	4718	2799	0	0	0	0	0	0

Die geschätzte Tageskonsumption an Flunderlarven durch die Bruträuber Hering und Sprott lag im März 1988 bei $1.7-1.8 \cdot 10^9$ Larven. Im April 1991 war der berechnete tägliche Wegfraß äußerst gering, und auch im Mai 1991 konnte keine Zehrung an Flunderlarven festgestellt werden. Im Mai/Juni 1990 wurden 0.5 bzw. $0.4 \cdot 10^9$ Flunderlarven konsumiert. In den späteren Monaten konnten, entsprechend den im Laufe des Sommers stark abnehmenden Abundanzen (siehe Kapitel 5.2.1.2), keine Flunderlarven mehr in den Mägen von Hering und Sprott festgestellt werden.

Die täglichen Konsumtionen an Klein-Fischen durch Heringe im Bornholm Becken sind in Tab. 84 dargestellt.

Mit Ausnahme des August 1991 wurden insgesamt niedrige Tageskonsumtionen von maximal $9 \cdot 10^6$ Individuen berechnet. Dabei handelte es sich hauptsächlich um Grundeln, während 0-Gruppen Dorsche und Sprotten selten identifiziert werden konnten. Im August 1991 lag die Tageskonsumption bei $169-200 \cdot 10^6$ Individuen. Die Anteile von 0-Gruppen Dorschen und Sprotten waren dabei 49 bzw. 33%.

Tab. 84 Tageskonsumption an Klein-Fischen durch Heringe im Bornholm Becken: täglich konsumierte Anzahlen an Fischen insgesamt, an 0-Gruppen Individuen von Dorsch und Sprott ($n \cdot 10^{-6}$), abgeschätzt mittels Tagesrationen (mittlere Verdauungszeit 7 Std.) und Populationen aus der MSVPA und VPA ($n \cdot 10^{-6}$) im Gebiet mit Wassertiefen > 60 m.

Monat/Jahr	Tagesration Klein-Fische			Population ($n \cdot 10^{-6}$)		Tageskonsumption Klein-Fische ($n \cdot 10^{-6}$)					
	Total	Dorsch	Sprott	MSVPA	VPA	Total	MSVPA	VPA	Dorsch	MSVPA	VPA
März 1988	0.015	0	0	116	126	2	2	0	0	0	0
April 1991	0.084	0	0	103	92	9	8	0	0	0	0
Mai 1991	0	0	0	896	788	0	0	0	0	0	0
Juni 1990	0	0	0	1098	931	0	0	0	0	0	0
Juli 1988	0	0	0	1407	1437	0	0	0	0	0	0
Juli 1991	0.002	0	0	1322	1131	3	2	0	0	0	0
August 1991	0.155	0.076	0.051	1287	1088	200	169	98	83	66	55
Oktober 1988	0.002	0	0	1363	1332	3	3	0	0	0	0

5.6.3 Tageskonsumption von Dorscheiern und -larven im Vergleich zur Abundanz und Tagesproduktion

In Tab. 85 sind die minimalen und maximalen Tageskonsumptionen an Dorscheiern durch die Hering- und Sprottopopulationen im zentralen Bornholm Becken (siehe Tab. 78 und 79) im Vergleich zu den Gesamt-Abundanzen an Dorscheiern und den Tagesproduktionen des jüngsten Eistadiums aufgeführt. Die Tagesproduktionen an Dorscheiern unterschiedlicher Entwicklungsstadien sind der Anhangstab. 47 zu entnehmen.

Tab. 85 Tageskonsumption an Dorscheiern durch Hering und Sprott im Vergleich zur Abundanz und Tagesproduktion: minimale und maximale Anzahlen an pro Tag konsumierten Dorscheiern in Relation zur Gesamt-Abundanz an Dorscheiern (Wieland unveröffentl.) und der Tagesproduktion des jüngsten Eistadiums (jeweils $n \cdot 10^{-9}$).

Monat/Jahr	Tageskonsumption (n×10 ⁻⁹)				Abundanz (n×10 ⁻⁹)	Tages- produktion (n×10 ⁻⁹)
	Hering		Sprott			
	Minimum	Maximum	Minimum	Maximum		
April 1991	<1	<1	84	256	98	23
Mai 1991	12	15	216	632	129	32
Juni 1990	9	13	67	228	96	28
Juli 1988	12	17			132	33
Juli 1991	39	53	18	46	293	65
August 1991	5	9	0	0	156	32

Für den Hering betrugen die Tageskonsumptionen an Dorscheiern im April 1991 lediglich < 1% der entsprechenden Abundanz und 2-3% der Tagesproduktion an Dorscheiern. Im Mai/Juni 1990 und 1991 sowie Juli 1988 lagen die täglichen Konsumptionen bei 9-14% der Abundanzen und 32-53% der Tagesproduktionen. Die höchsten Anzahlen an täglich verzehrten Dorscheiern wurden für den Juli 1991 mit $39-53 \cdot 10^9$ Dorscheiern bestimmt, was 13-18% der Abundanz und 60-82% der täglichen Eiproduktion entspricht. Im August 1991 lagen die Tages-Konsumptionen mit 3-6 und 15-29% der Abundanzen und Produktionen auf einem niedrigeren Niveau. Die abgeschätzten Tageskonsumptionen an Dorscheiern durch die Sprottopopulationen im Bornholm Becken waren in den Monaten April und Mai 1991 sowie Mai/Juni 1990 mit 70-489% der entsprechenden Abundanzen sehr hoch. Lediglich zum ersten und letzten Termin lagen die minimalen Konsumptionen unterhalb der Abundanzen im Nahrungsangebot. Aber auch in diesen Fällen ergaben sich um den Faktor 3.7 und 2.4 höhere tägliche Konsumptionen als Eiproduktionen. Die maximal gefressenen Anzahlen waren um den Faktor 8.2-19.9 höher als die entsprechenden Tagesproduktionen. Für den Juli 1991 wurde ein geringerer Wegfraß errechnet, der mit 6-16% der Abundanz und 28-70% der Tagesproduktion in der für den Hering im gleichen Monat festgestellten Größenordnung lag. Der August 1991 ist somit der einzige Probennahmeterrin ohne bedeutenden Wegfraß von Dorscheiern durch die Herings- und Sprottopopulationen im Bornholm Becken.

Die abgeschätzten minimalen Tageskonsumptionen an Dorscheiern unterschiedlicher Entwicklungsstadien (Tagesrationen: Methode 2, Populationen: VPA) sind in Tab. 86 als Anteile der jeweiligen Tagesproduktionen aufgeführt.

Tab. 86 Tageskonsumptionen an Dorscheiern unterschiedlicher Entwicklungsstadien durch Heringe und Sprotten im Bornholm Becken (minimale Schätzung) als Anteile der jeweiligen Tagesproduktionen.

Monat/Jahr	Tageskonsumption als Anteil der Tagesproduktion (%)									
	Heringspopulation					Sprottpopulation				
	IA	IB	II	III	IV	IA	IB	II	III	IV
April 1991	0	1	1	2	2	100	506	94	187	351
Mai 1991	10	29	29	66	19	183	916	205	773	3619
Juni 1990	11	43	7	4	0	64	198	71	335	1246
Juli 1988	8	22	23	33	88					
Juli 1991	10	27	33	73	83	7	17	6	21	108
August 1991	4	1	8	15	0	0	0	0	0	0

Wie aufgrund der bereits in Kapitel 5.2.3.2 festgestellten positiven Selektion von älteren Eistadien zu erwarten ist, zeigte sich für beide Bruträuber eine Zunahme des konsumierten Anteils an der Produktion mit fortschreitender Entwicklungsdauer. Eine Ausnahme bildete hierbei der Wegfraß durch Heringe im Mai/Juni 1990. Dieses bedeutet, daß trotz einer insgesamt lediglich mittleren Tageskonsumption unterhalb der Tagesproduktion, wie für den Hering im Mai 1991, Juli 1988 und 1991 sowie für den Sprott im Juli 1991 errechnet, hohe Tageskonsumptionen an älteren Eistadien auftraten. So wurden im Mai 1991 vom Hering mindestens 66% der Tagesproduktion an Eiern des Stadiums III und im Juli 1988 und 1991 jeweils 83-88% der Tagesproduktion des Stadium IV konsumiert. Analog waren es beim Sprott im Juli 1991 108% der täglichen Produktion des Eistadiums IV.

In Tab. 87 sind die Tageskonsumptionen an Dorschlarven durch die Herings- und Sprottpopulationen im Bornholm Becken im Vergleich zu den entsprechenden Abundanzwerten aus den Ichthyoplankton-Aufnahmen dargestellt.

Zu den Probennahmeterminen im März 1988, April und Mai 1991 war die Tageskonsumption durch beide Bruträuber mit $< 0.02 \cdot 10^9$ Larven geringer als 4% der Abundanz im Nahrungsangebot. Ein relativ hoher Wegfraß durch die Sprottpopulation wurde für den Mai/Juni 1990 ermittelt (0.4 bzw. $0.6 \cdot 10^9$ Dorschlarven). Die Abundanz an Dorschlarven lag zu diesem Termin bei $1.2 \cdot 10^9$ Larven. Der für den Juli 1988 berechnete tägliche Wegfraß durch den Hering war mit weniger als 0.1% der Abundanz sehr gering. Im Juli 1991 lag die Tageskonsumption durch Hering und Sprott bei einem höheren Wert von 0.16 - $0.26 \cdot 10^9$ Larven. Da Angaben zur Häufigkeit von Dorschlarven im Plankton für diesen Monat noch nicht vorliegen, können Vergleiche zwischen Zehrung und Nahrungsangebot nicht durchgeführt werden. Die für den August 1991 berechnete relativ hohe Tageskonsumption von 0.28 - $0.33 \cdot 10^9$ Dorschlarven durch Heringe ist im Vergleich zur festgestellten außergewöhnlich hohen Abundanz von $18.1 \cdot 10^9$ Larven gering. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß

die geschätzten Tageskonsumptionen an Dorschlarven in Relation zu den Abundanzen im Bornholm Becken zumeist gering waren. Nur im Mai/Juni 1990 erreichte die geschätzte tägliche Konsumption 36-50% der Larvenabundanz.

Tab. 87 Tageskonsumption an Dorschlarven durch Hering und Sprott im Vergleich zur Abundanz: minimale und maximale Anzahlen an pro Tag konsumierte Larven in Relation zur Gesamt-Abundanz an Dorschlarven (jeweils $n \cdot 10^{-6}$).

Monat/Jahr	Tageskonsumption (n*10^-6)				Abundanz Larven (n*10^-6)
	Hering		Sprott		
	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	
März 1988	3	3	0	0	1013
April 1991	0	0	0	0	
Mai 1991	0	0	<14	<8	362
Juni 1990	0	0	600	424	1191'
Juli 1988	1	1			2980
Juli 1991	25	21	231	139	
August 1991	328	277	0	0	18097'

¹ Abundanzen an Larven beruhen auf 25 bzw. 24 Stationen

5.7 Fischlarven und Klein-Fische in den Mägen von Hering und Sprott in der weiteren zentralen Ostsee

Die für andere Gebiete der zentralen Ostsee (Subdiv. 26, 28 und 29) aus der internationalen Datenbank ermittelten Vergleichswerte zur Präsenz von Fischlarven und Klein-Fischen in den Mägen von Hering und Sprott werden im folgenden den eigenen Ergebnissen aus dem Bornholm Becken (Subdiv. 25) gegenübergestellt. Die Präsenz von Larven und 0-Gruppen Individuen von Dorsch, Sprott, Hering und anderen Fischarten sowie von Gobiiden ist nach Quartalen getrennt für den Zeitraum 1977-91 zusammengefaßt in den Tab. 88 und 89 aufgeführt. Zusätzlich enthalten die Tabellen Informationen über die Anzahl abgedeckter Stationen und analysierter Mägen.

Unabhängig von der Jahreszeit und der Subdivision war die Präsenz von Larven und Klein-Fischen in den Mägen beider Fischarten gering. Maximal 2 und 3% der untersuchten Herings- und Sprottmägen enthielten Sprottlarven. Klein-Fische (Gobiiden) wurden in maximal 3% der Heringsmägen angetroffen, während die Präsenz in Sprottmägen noch weitaus geringer war. Die genannten Maximalwerte traten im 2. und 3. Quartal in der Subdiv. 25, also in den eigenen Proben aus dem Bornholm Becken, auf. Lediglich in 10 der insgesamt 14109 berücksichtigten Heringsmägen konnten Dorschlarven identifiziert werden (Subdiv. 25 und 26). Sprottlarven wurden in 64 Heringsmägen gefunden (Subdiv. 25, 26 und 28). Die maximale Präsenz von 0-Gruppen Individuen wurde mit jeweils 1% in den Subdiv. 28 und 29 festgestellt. Es handelte sich um Jungfische der Sprotte, die in insgesamt 30 Heringsmägen auftraten. 0-Gruppen Dorsche wurden lediglich in 9 Mägen aus dem Bornholm Becken identifiziert.

Larven und Klein-Fische in Herings- und Sprottmägen aus der zentralen Ostsee

Tab. 88 Präsenz von Fischlarven und Klein-Fischen unterschiedlicher Arten in Heringsmägen aus der zentralen Ostsee: Anteil Mägen mit Larven und Klein-Fischen in den Subdiv. 25 (eigene Daten), 26 und 28 (lettische Daten) sowie 29 (estnische Daten) in unterschiedlichen Quartalen, Anzahlen an abgedeckten Stationen und analysierten Mägen.

Subdiv.	Quartal	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Präsenz von Larven in % der Mägen				Präsenz von Klein-Fischen in % der Mägen				
				Dorsch	Sprott	Hering	Sonstige	Dorsch	Sprott	Hering	Sonstige	Grundeln
25	1	12	598	0.17	0.67	0	0	0	0	0	0	0.84
	2	33	1773	0	1.18	0	0.11	0	0	0	0	0.85
	3	42	1786	0.22	2.07	0	0	0.50	0.39	0	0.06	2.80
	4	4	1863					0	0	0	0.15 ¹	0
26	1	33	964	0	0	0	0	0	0	0	0	0.10
	2	46	1171	0	0.09	0	0	0	0	0.34	0	0
	3	81	2279	0.22	0	0.04	0	0	0	0	0	0
	4	20	543	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	1	34	1112	0	0	0	0	0	0.45	0	0	0
	2	43	1182	0	0	0	0	0	0.34	0	0	0
	3	50	1329	0	0.08	0	0	0	0.98	0	0.15	0
	4	30	817	0	0	0	0	0	0	0	0	1.84
29	1	-	-									
	2	4	80	0	0	0	0	0	1.25	0	0	0
	3	4	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	17	395	0	0	0	0	0	0	0	0	0

¹ nicht bis zur Art identifiziert

Tab. 89 Präsenz von Fischlarven und Klein-Fischen unterschiedlicher Arten in Sprottmägen aus der zentralen Ostsee: Anteil Mägen mit Larven und Klein-Fischen in den Subdiv. 25 (eigene Daten), 26 und 28 (lettische Daten) sowie 29 (estnische Daten) in unterschiedlichen Quartalen, Anzahlen an abgedeckten Stationen und analysierten Mägen.

Subdiv.	Quartal	Anzahl Stationen	Anzahl Mägen	Präsenz von Larven in % der Mägen				Präsenz von Klein-Fischen in % der Mägen				
				Dorsch	Sprott	Hering	Sonstige	Dorsch	Sprott	Hering	Sonstige	Grundeln
25	1	11	528	0	0	0	2.84	0	0	0	0.20	0
	2	41	1684	0.12	2.85	0	0.06	0	0	0	0	0
	3	30	1034	0.19	0.10	0	0	0	0	0	0.20 ¹	0
	4	-	-									
26	1	106	2267	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	100	2256	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	148	2748	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	28	546	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	1	73	1435	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	101	2141	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	114	2157	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	31	479	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	1	-	-									
	2	3	59	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	3	94	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	11	119	0	0	0	0	0	0	0	0	0

¹ nicht bis zur Art identifiziert

In Sprottmägen waren Fischlarven nur in Subdiv. 25 vertreten (Tab. 89), wobei von 17547 Mägen lediglich 5 Mägen Dorsch- und 49 Sprottlarven enthielten.

Unabhängig von der Beuteart und der Subdiv. traten Fischlarven und 0-Gruppen Individuen in den Mägen beider Bruträuber nur im 1.-3. Quartal auf. Grundeln und unidentifizierte Klein-Fische waren dagegen auch im 4. Quartal vertreten.

Diese erste grobe Analyse der internationalen Datenbank an Mageninhalten von Hering und Sprott zeigte, daß die Bedeutung von Fischlarven und Klein-Fischen als Nahrung von Hering und Sprott nicht nur im Bornholm Becken, sondern auch in anderen Regionen der zentralen Ostsee gering ist.

5.8 Korrelation zwischen der Rekrutierung des Dorsches und Populationsgrößen der Bruträuber Hering und Sprott

Die historische Entwicklung der Rekrutierung des Dorsches in der zentralen Ostsee (0-Gruppe zu Beginn des 3. Quartals) von 1977-1991 und die entsprechende Zeitserie der Bestandsanzahlen an Heringsen und Sprotten (Altersklassen 1+ zu Beginn des 2. Quartals) in den Subdiv. 25-27 und 25-28 sind den Abb. 91 und 92 zu entnehmen.

Die Rekrutierung des Dorschbestandes lag zu Beginn der Zeitserie 1977 und 1978 auf einem mittleren Niveau von 2.1 und $2.5 \cdot 10^9$ Individuen, zeigte 1979 und 1980 außergewöhnlich hohe Werte von 6.2 und $5.0 \cdot 10^9$ 0-Gruppen Dorsche und reduzierte sich in den folgenden 5 Jahren wieder auf ein mittleres Niveau von 1.4 - $2.6 \cdot 10^9$ Individuen. Von 1985-90 verringerte sich die Anzahl kontinuierlich auf $0.07 \cdot 10^9$ Rekruten und zeigte erst 1991 einen leichten Anstieg.

Die Bestandsgröße an Heringsen lag von 1977-88 relativ konstant bei 17 - $23 \cdot 10^9$ Individuen (Abb. 91). Erst in den letzten Jahren schätzte die MSVPA größere Bestände (23 - $27 \cdot 10^9$ Heringe). Ein Zusammenhang zwischen Rekrutierung des Dorsches und Bestandsentwicklung des Herings ist nicht ersichtlich.

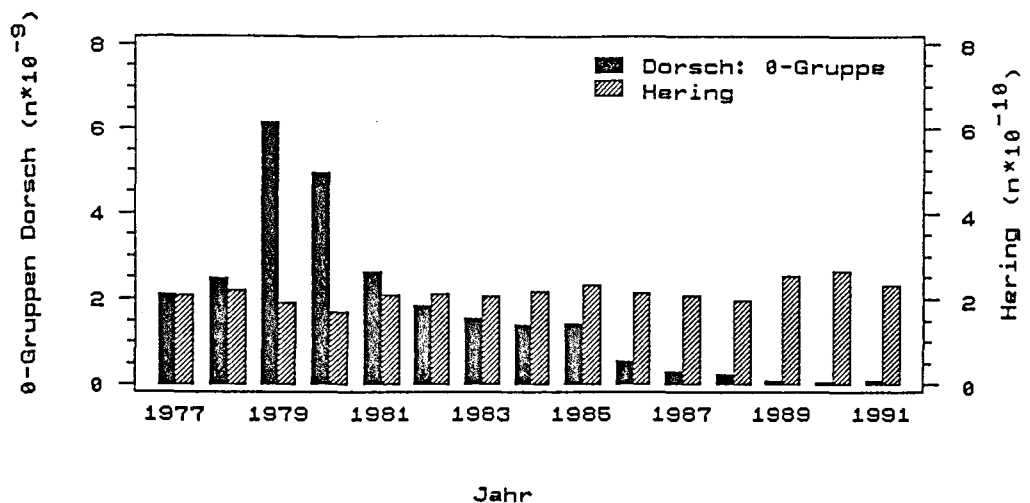


Abb. 91 Rekrutierung des Dorsches und Entwicklung des Heringsbestandes in der zentralen Ostsee 1977-1991: Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen ($n \cdot 10^{-9}$) zu Beginn des 3. Quartals in Subdiv. 25-32 und Bestandsanzahlen an Heringsen der Altersklassen 1+ ($n \cdot 10^{-10}$) zu Beginn des 2. Quartals in Subdiv. 25-27 (aus der MSVPA).

Für den Sprott zeigte sich im Gegensatz zum Hering ein inverser Trend in der Rekrutierung des Dorsches und den Bestandsanzahlen in Subdiv. 25-28 (Abb. 92). Hohe Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen traten 1979 und 1980 bei kleinen Sprottbeständen (31 und $21 \cdot 10^9$ Individuen) auf. Parallel zu dem mittleren Niveau der Rekrutierung im Zeitraum 1981-85 wies der Sprott mittlere bis hohe Bestandsgrößen von $54-114 \cdot 10^9$ Individuen auf. Der hohe Sprottbestand im Jahr 1983 basierte dabei zum großen Teil auf einer außergewöhnlich guten Rekrutierung des Jahrganges 1982. Trotz einer hohen Zehrung durch den Dorschbestand (Anhangstab. 28), wies dieser Jahrgang auch 1984 und 1985 noch hohe Anzahlen auf. Bis 1986 reduzierte sich der Sprottbestand auf $39 \cdot 10^9$ Individuen. Parallel zur seit 1985 kontinuierlich abnehmenden Rekrutierung des Dorsches erfolgte ab 1988 eine erneute Bestandszunahme von 40 auf $148 \cdot 10^9$ Sprotten. Der geringe Sprottbestand im Jahr 1988 erklärt sich in erster Linie aus einem Ausfall der Rekrutierung des Jahrganges 1987. Nachfolgende gute Rekrutierungen, gekoppelt mit einer zurückgehenden Zehrung durch den Dorsch bewirkten den anschließenden Anstieg in der Bestandsgröße.

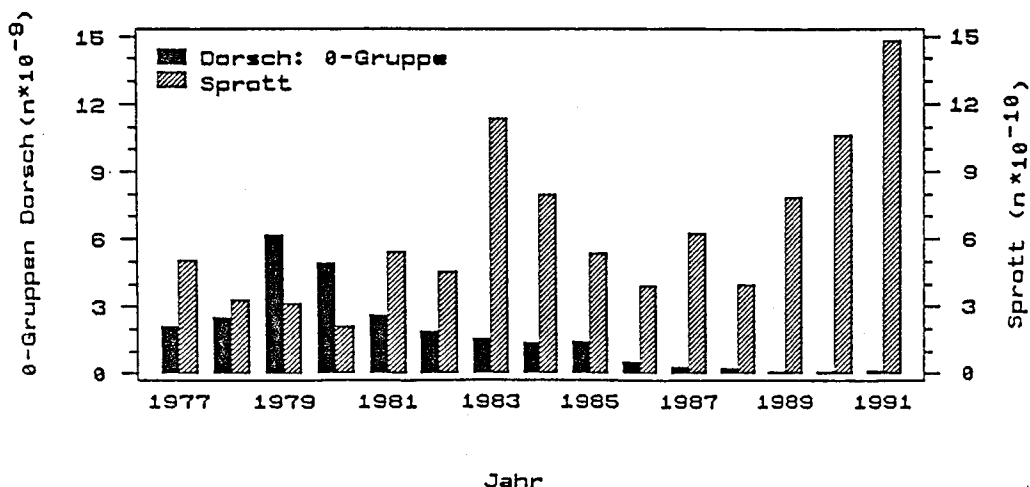


Abb. 92 Rekrutierung des Dorsches und Entwicklung des Sprottbestandes in der zentralen Ostsee 1977-1991: Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen ($n \cdot 10^{-9}$) in Subdiv. 25-32 zu Beginn des 3. Quartals und Bestandsanzahlen an Sprotten der Altersklassen 1+ ($n \cdot 10^{-10}$) zu Beginn des 2. Quartals in Subdiv. 25-28

Abb. 93 und 94 zeigen die abgeschätzten Anzahlen der im Bornholm Becken produzierten Rekruten des Dorsches (0-Gruppe zu Beginn des 3. Quartals) basierend auf MSVPA Ergebnissen und Reproduktionsvolumina in den unterschiedlichen Laichgebieten (Plikshs et al. 1993). Dargestellt sind weiter die kombinierten Populationsgrößen an Hering und Sprott im zentralen Bornholm Becken (Altersklasse 1+ in Anzahlen zu Beginn des 2. bzw. 3. Quartals).

Hohe Rekrutierungen an 0-Gruppen Dorschen von $1.9-4.7 \cdot 10^9$ Individuen traten 1979-1982 bei niedrigen Räuberpopulationen (Beginn des 2. Quartals) von $0.9-3.9 \cdot 10^9$ Individuen auf (Abb. 93). Zu Beginn der Zeitserie 1977-78 und im Zeitraum von 1983-85 lag die Anzahl an 0-Gruppen Dorschen bei mittleren Werten von $0.8-1.4 \cdot$

Korrelation der Rekrutierung des Dorsches und Populationen von Hering und Sprott

10^9 Fischen. Während die Abundanzen an Bruträubern 1977-78 mit 2.3 und $1.6 \cdot 10^9$ Individuen gering waren, traten ab 1983, bedingt durch die gute Rekrutierung des Sprottjahrganges 1982, hohe Anzahlen von bis zu $10.7 \cdot 10^9$ Individuen auf. In den folgenden Jahren 1986-1989 nahmen sowohl die Rekrutierung des Dorsches (0.6 auf $0.1 \cdot 10^9$) als auch die Anzahlen an Räubern bis auf $3.0 \cdot 10^9$ Individuen ab. Dabei machte sich der Ausfall in der Rekrutierung der Sprotte im Jahr 1987 im Gegensatz zum Gesamt-Bestand auch 1989 noch stark bemerkbar. In den letzten Jahren erfolgte dann ein erneuter Anstieg der Populationen auf $7.8 \cdot 10^9$ Fische im Jahr 1991.

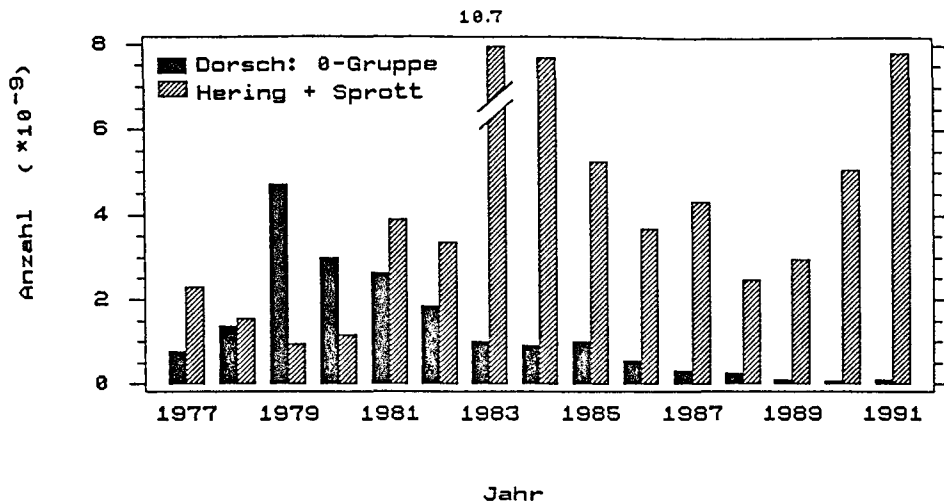


Abb. 93 Rekrutierung des Dorsches und Entwicklung der Population an Bruträubern im zentralen Bornholm Becken in den Jahren 1977-1991: Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen ($n \cdot 10^9$) zu Beginn des 3. Quartals und zusammengefaßte Populationen an Hering und Sprott der Altersklassen 1+ ($n \cdot 10^9$) zu Beginn des 2. Quartals (aus der MSVPA).

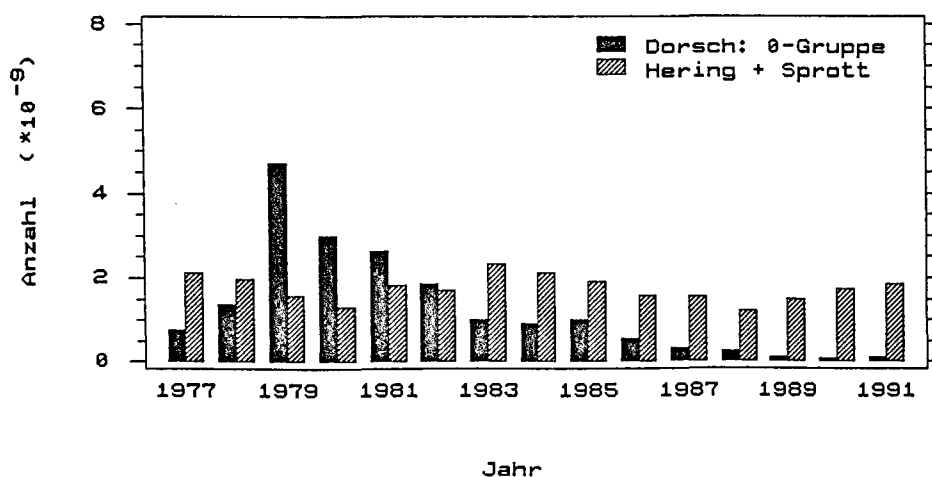


Abb. 94 Rekrutierung des Dorsches und Entwicklung der Population an Bruträubern im zentralen Bornholm Becken in den Jahren 1977-1991: Anzahlen an 0-Gruppen Dorschen ($n \cdot 10^9$) zu Beginn des 3. Quartals und zusammengefaßte Populationen an Hering und Sprott der Altersklassen 1+ ($n \cdot 10^9$) zu Beginn des 3. Quartals (aus der MSVPA).

Korrelation der Rekrutierung des Dorsches und Populationen von Hering und Sprott

Verglichen mit der Population an Bruträubern zu Beginn des 2. Quartals lagen die entsprechenden Populationsanzahlen von Hering und Sprott zu Beginn des 3. Quartals mit Werten von $1.3\text{--}2.1 \cdot 10^9$ Individuen deutlich niedriger (Abb. 94). Außerdem ist die geringe Fluktuation im Verlauf der Zeitserie bemerkenswert. Diese erklärt sich aus einer weitgehend stabilen Heringspopulation, die im Gegensatz zum 2. Quartal den höchsten Anteil an der Räuberpopulation stellte ($1.0\text{--}1.9 \cdot 10^9$ Fische).

Sowohl für die zentrale Ostsee als auch für das Laichgebiet des Bornholm Beckens ließ sich eine Abnahme in der Rekrutierung (0-Gruppen zu Beginn des 3. Quartals) mit zunehmenden Räuberpopulationen (Beginn des 2. Quartals) feststellen (Abb. 95 und 96). Die Korrelationen sind in beiden Fällen auf dem 5% Niveau signifikant (Korrelationskoeffizienten: -0.58 und -0.53). Geringe Rekrutierungen waren in beiden Fällen allerdings nicht unbedingt an hohe Räuberpopulationen gekoppelt.

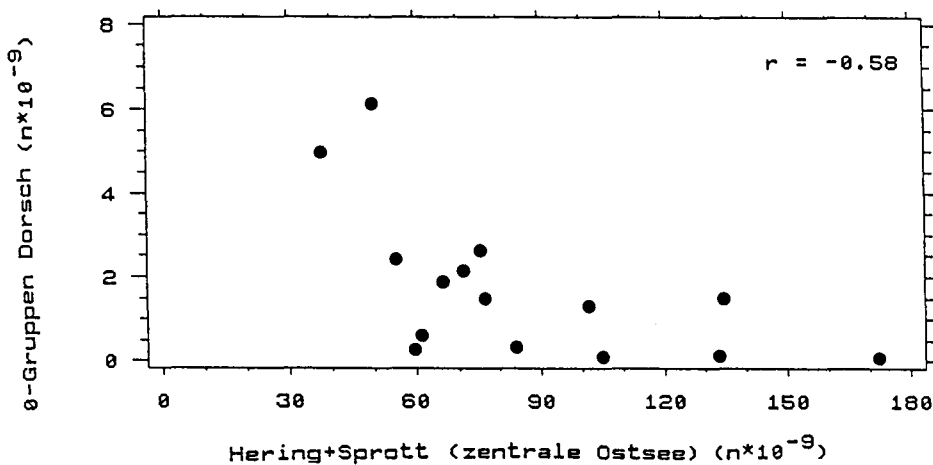


Abb. 95 Korrelationen zwischen der Rekrutierung des Dorsches (0-Gruppen zu Beginn des 3. Quartals in der zentralen Ostsee, $n \cdot 10^9$) und den zusammengefaßten Beständen an Hering und Sprott (Altersklasse 1+, Beginn des 2. Quartals, $n \cdot 10^9$) in Subdiv. 25-27 bzw. 25-28.

Aufgrund der zeitlichen Abfolge kann ausgeschlossen werden, daß der Populationsanstieg der Sprotten 1983-85 eine Folge des zusammenbrechenden Dorschbestandes und damit der ausfallenden Rekrutierung war, da zu diesem Zeitpunkt die Biomasse des Dorsches noch auf einem hohen Niveau lag. Die positiven Bestandsentwicklungen von Hering und vor allem Sprott in den Subdiv. 25-27 und 25-28 seit 1988, die sich auch auf die Sprottpopulation im Bornholm Becken positiv auswirkte, sind allerdings ursächlich nicht von einem geringeren Wegfraß durch den reduzierten Dorschbestand zu trennen. Damit kann nicht ausgeschlossen werden, daß die positiven Bestandsentwicklungen eine Folge der reduzierten Nachwuchsproduktion des Dorsches und nicht ihre Ursache ist. Für die Räuberpopulationen im Bornholm Becken zu Beginn des 3. Quartals ließen sich größere Fluktuationen in den Abundanzen im Verlauf der Zeitserie nicht aufzeigen und können somit auch nicht als Erklärung für den Ausfall der Rekrutierung des Dorsches herangezogen werden.

Korrelation der Rekrutierung des Dorsches und Populationen von Hering und Sprott

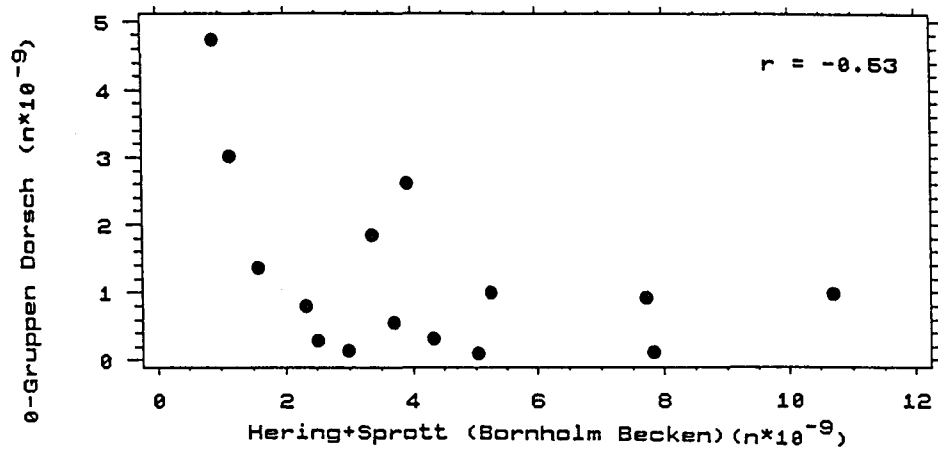


Abb. 96 Korrelationen zwischen der Rekrutierung des Dorsches (0-Gruppen zu Beginn des 3. Quartals aus dem Laichgebiet des Bornholm Beckens, $n \cdot 10^{-9}$) und den zusammengefaßten Populationen an Hering und Sprott (Altersklasse 1+, Beginn des 2. Quartals, $n \cdot 10^{-9}$) im Bornholm Becken.

6. Diskussion

6.1 Strategie der Probennahme

Die Probennahmen an Herings- und Sprottmägen konzentrierten sich im Rahmen der vorliegenden Arbeit auf folgende Schwerpunkte:

- 1) Beschreibung des diurnalen Rhythmus in der Nahrungsaufnahme in Relation zur Vertikalwanderung und Definition der Dauer der täglichen Freßperiode.
- 2) Abschätzung von Magenentleerungsraten und Verdauungszeiten.
- 3) Bestimmung von repräsentativen, mittleren Mageninhalten für das Laichgebiet von Dorsch und Sprott im Verlauf der Laichzeiten zur Ermittlung von täglichen Nahrungsrationen.
- 4) Bestimmung von Einheitsfängen als Relativmaß für die Abundanz an Hering und Sprott im Untersuchungsgebiet.
- 5) Beschreibung der Nahrungselektion aus den ermittelten Mageninhalten und dem Nahrungsangebot.

In den Jahren 1987 und 1988 waren die Probennahmen überwiegend auf die ersten beiden Arbeitsschwerpunkte ausgerichtet. Dabei wurden die ersten 24-Std. Fischereien im Randbereich des Beckens mit Grundschleppnetzen durchgeführt, die keine ausreichenden Fangzahlen in der Nachtphase erbrachten. Die dafür verantwortliche abendliche Vertikalwanderung von Hering und Sprott in die obere Wassersäule und die entsprechende Rückwanderung in der Morgendämmerung konnte, unabhängig von den Lichtverhältnissen, im Verlauf aller Forschungsreisen über Echolotaufzeichnungen beobachtet werden und ist auch in der Literatur hinlänglich beschrieben (Blaxter & Parrish 1965, Hela & Laevastu 1961 und Bleil & Kästner 1987). Auch die in der vorliegenden Studie festgestellte geringere Ausprägung der Vertikalwanderung der Sprotten in den Sommermonaten und die resultierende flachere Vertikaleinordnung während des Tages wurde bereits von Orlowski (1989a) beobachtet.

Um die Vertikalwanderung bei der Probennahme zum diurnalen Rhythmus der Nahrungsaufnahme ausreichend berücksichtigen zu können, wurden ab Mai 1988 alle 24-Std. Fischereien mit Schwimmschleppnetzen durchgeführt. Dabei wurde am Tage knapp über dem Grund bzw. dem Bodenwasser mit Sauerstoffkonzentrationen von weniger als 2 ml/l, in den Dämmerungen im Zwischenwasser und nachts nach Auflösung der Echolotanzeigen ungezielt in den oberen 25 m gefischt. Einzelne Kontrollfänge zeigten allerdings, daß auch nachts vor allem größere Heringe durchaus tiefer als 40 m anzutreffen waren. Es ist daher möglich, daß in den nächtlichen Fängen aus der oberen Wassersäule größere Heringe unterrepräsentiert waren. Diese tiefere Vertikaleinordnung von größeren Heringen wurde auch während des Tages beobachtet und bestätigt damit Ergebnisse von Aro et al. (1986). Unabhängig davon dürfte das standardmäßig verwendete Schwimmschleppnetz mit 18-19 m Stau den gesamten Aufenthaltsbereich von Hering und Sprott während des Tages über dem Boden bzw. dem Bodenwasser abgedeckt haben. Lediglich nach Beendigung der Laichzeit der

Sprotte im Juli traten Konzentrationen an Sprotten während des Tages auch im Mittelwasser auf, was durch eine gleichmäßige Befischung der beiden Tiefenhorizonte (40-60 und 60-80 m) auf unterschiedlichen Stationen (je nach Ausprägung der Echolotanzeigen) ausgeglichen wurde.

Zur Quantifizierung des Wegfraßes von Dorsch- und Sprottichthyoplankton wurden nur Probennahmen mit ausreichend erfolgreicher Abdeckung des Laichgebietes herangezogen. Es wurde besonders darauf geachtet, die zentralen Bereiche des Beckens ebenso wie die Randbereiche gleichmäßig zu allen Uhrzeiten der täglichen Freßperiode zu befischen (5-6 Hols zwischen Sonnenauf- und -untergang). Dies sollte verhindern, daß Gebiete mit maximalen Konzentrationen an Ichthyoplankton lediglich zu Tageszeiten mit maximalen Mageninhalten oder umgekehrt beprobt werden.

Unabhängig vom eingesetzten Schleppnetz wurden bei den einzelnen Fischereihols während des Tages in der Regel mehrere Herings- und Sprottschwärme gefangen. Die festgestellte geringe Variabilität in der Menge und Zusammensetzung des Mageninhaltes beider Arten in einzelnen Schleppnetzfangen deutet somit nicht nur auf ein gleichförmiges Freßverhalten innerhalb eines Schwarmes, sondern auch auf ein ähnliches Freßverhalten von Individuen in unterschiedlichen Schwärmen.

Ein Auswürgen von Mageninhalten konnte bei beiden Fischarten nur äußerst selten, und zwar nur bei sehr hohen Mageninhalten, beobachtet werden. Mägen, die Anzeichen für ein Auswürgen aufwiesen, wurden verworfen.

Lancraft & Robinson (1980) wiesen nach, daß pelagische Fischarten, die mit kleinen, engmaschigen Schwimmschleppnetzen gefangen wurden, Nahrungstaxa von 2-15 mm Länge auch noch im Netz gefressen hatten. Die vorliegende Untersuchung basiert auf Fängen mit Schleppnetzen, die im Vergleich zu den Nahrungsorganismen des Zooplanktons große Maschenweiten im Steert aufwiesen. Daher kann ein Netzfraß hier weitgehend ausgeschlossen werden. Es erscheint allerdings möglich, daß durch den Druck im Steert frisch abfließender Rogen als Nahrung aufgenommen wurde (Brodeur et al. 1991). Gegen eine substantielle Beeinflussung der Ergebnisse durch diesen Effekt spricht jedoch, daß Dorsche und Sprotten in der zweiten Nachthälfte und am frühen Morgen ablaichen (Kjesbu 1988 bzw. Herra 1988a), also zu Beginn der Freßperiode bereits ausgelaicht sind.

Zur Konservierung der Mägen wurde im Vergleich zu entsprechenden Untersuchungen an Mageninhalten von Hering und Sprott eine relativ niedrig konzentrierte Formaldehydlösung (4%) verwendet. Vergleichsanalysen zeigten jedoch keinen Unterschied im Erhaltungszustand der Planktonorganismen einschließlich der Fischbrut bei Verwendung einer 8% Formaldehydlösung. Zur leichteren Handhabung wurde daher ab 1988 generell die niedrigere Konzentration eingesetzt. Auf eine ergänzende Berücksichtigung des Darmtraktes konnte in diesen Untersuchungen verzichtet werden, da stichprobenartige Analysen stets einen weit fortgeschrittenen Verdauungszustand der Nahrung aufzeigten und Ichthyoplankton nicht mehr identifizierbar war.

Die Schleppzeiten der Fanggeräte wurden mit maximal 1 Std. so gering wie möglich gehalten. Probleme ergaben sich jedoch durch die unterschiedlichen Fangmengen an Heringen und Sprotten zu unterschiedlichen Jahreszeiten. So waren die Fänge an Heringen im März und April, also zur Laichzeit der Frühjahrslaicher, so gering, daß

Fangzeiten unter 1 Std. häufig unzureichende Fanganzahlen erbrachten. Im Juli und August waren dann die Fanganzahlen an Sprotten z.T. so gering, daß eine substantielle Reduzierung der Fangzeiten auch hier nur teilweise realisiert werden konnte. Zur Verkürzung des Fangprozesses wurden daher vor allem technische Maßnahmen zum schnellen Hieven des Fischereigeschirres ergriffen. Die Bearbeitung des Fanges wurde durch das angewendete einfache Schema der Magenentnahme und den Einsatz vieler Hilfskräfte beschleunigt. Die Zeitdauer vom mittleren Fangzeitpunkt bis zur Konservierung betrug in der Regel zwischen 45-75 Minuten.

Bei der Beschreibung von Nahrungspräferenz und -selektion, dem letzten Schwerpunkt der Probennahmen, bestand ein wesentliches Problem in der Quantifizierung des Nahrungsangebotes. Das Ichthyo- und Mesozooplankton konnte an 8 Terminen parallel zu Fischereifängen zu unterschiedlichen Tageszeiten erfaßt werden, um den Tagesgang in der Nahrungsaufnahme in Relation zum Nahrungsangebot in der jeweiligen beprobten Wassertiefe beschreiben zu können. Eine quantitative Erfassung des Makrozooplanktons, das zumindest vom Hering als Nahrungsquelle genutzt wurde, war sowohl durch die Fluchtreaktion gegenüber den verwendeten Planktonfanggeräten als auch durch die fehlende Beprobung der bodennahen Wasserschicht nicht gewährleistet. Grundsätzlich mußte mit den verwendeten Fanggeräten ein Sicherheitsabstand von ca. 2-3 m zum Boden eingehalten werden.

Auch der Fang von 0-Gruppen Individuen von Dorsch und Sprott war mit Problemen behaftet. So waren offensichtlich alle eingesetzten Fanggeräte (Bongo-Netze, Multischließnetze, 10 m² Isaacs Kidd Midwater Trawls, Grund- und Schwimmschleppnetze mit 5 bis 20 mm Maschenweite) nicht für den quantitativen Fang von 0-Gruppen Individuen geeignet (siehe Kapitel 6.4.3).

6.2 Strategie zur Bearbeitung der Proben

Die Bearbeitung der Mageninhalte konzentrierte sich auf die genaue Erfassung der Anzahlen an Fischeiern, -larven und Klein-Fischen unterschiedlicher Arten in einzelnen Mägen. Das Naßgewicht des gesamten Fischanteils und der taxonomischen Großgruppen anderer Nahrung wurde lediglich über den geschätzten Volumenanteil am jeweiligen Mageninhalt ermittelt. Diese Strategie der Analyse erlaubte die Bearbeitung einer hohen Anzahl an Mageninhalten mit einem vertretbaren Zeitaufwand. Probenmaterial, das während der Drift- und Dauerstationen zur Vertikalverteilung des Planktons gesammelt wurde, bietet sich für ergänzende detailliertere Analysen der Mageninhalte an. Im Vergleich zu entsprechenden Analysen des Nahrungsangebotes ermöglicht das Material eine Beschreibung von Nahrungspräferenz und -selektion mit höherer taxonomischer Auflösung. Diese Stufe der Auswertung wurde jedoch zugunsten anderer Aspekte noch nicht mit aufgenommen.

Die Identifizierung von Fischeiern anhand von Bestimmung des Eidurchmessers und morphologischen Kriterien war bei frisch gefressenen Eiern der dominierenden Arten weitgehend unproblematisch. Insgesamt war der Prozentsatz an identifizierbaren Fischeiern jedoch gering und bildet insbesondere bei Sprotten eine relativ unsichere Basis zur Hochrechnung auf die Gesamtanzahlen einzelner Arten. Trotz einiger

Kontrollmessungen des Durchmessers bei weitverdauten Eiern bleibt die Artzuordnung ein Problem der vorliegenden Arbeit. Bei Fischeiern, deren Artzugehörigkeit aber nicht das Entwicklungsstadium klassifiziert werden konnte, bleibt außerdem unklar, ob sie bereits vor der Aufnahme durch den Fisch abgestorben bzw. überhaupt nicht befruchtet waren oder erst durch den Prozeß der Nahrungsaufnahme bzw. durch die einsetzende Verdauung mechanisch geschädigt wurden.

Die Identifizierung von Fischlarven gestaltete sich vor allem in den Sommermonaten Juli und August schwierig, da neben Dorsch-, Sprott-, Flunder- und Seequappenlarven, die auch im angedauten Zustand relativ leicht zu unterscheiden sind, ein höherer Anteil anderer Fischarten (Grundeln, Sandaal, Seeskorpion, Hering und Scheibenbauch) im Plankton vorkam. Diese sind im angedauten Zustand z.T. nur schwer von oben genannten Arten zu unterscheiden.

Auch die Bestimmung von Klein-Fischen gestaltete sich in den Sommermonaten schwieriger als zu Beginn der Probennahmesaison. Dies erklärt sich aus der Tatsache, daß erst ab Juli überhaupt 0-Gruppen Individuen von Dorsch, Sprott und Seequappen im Pelagial auftreten. Alle in den Heringsmägen identifizierten Klein-Fische im Zeitraum März bis Ende Mai/Anfang Juni waren Gobiiden.

Die zur Bestimmung der täglichen Nahrungsration in Gewichtseinheiten benötigten Gesamt-Mageninhalte wurden als Naßgewicht aus der Gewichts Differenz von Mägen mit und ohne Nahrung bestimmt. Obwohl ein Standardverfahren für diese Wägungen eingehalten wurde, war ein relativ hoher Fehler durch Verdunstung von anhaftendem Wasser und Verlust von Fett und Magenwand während des Aufschneidens zu befürchten. Die identische Behandlung von leeren Mägen erlaubte die Berechnung eines mittleren Korrekturwertes. Dieser wurde unabhängig vom Probennahmeterrain und der zugehörigen Längenhäufigkeit der analysierten Fische ermittelt und kann somit einen groben Ausgleich des methodischen Fehlers liefern. Eine vollständigere Korrektur war nicht zu erreichen, da nicht für alle Probennahmeterraine und Längensklassen entsprechende Kontrollwägungen zur Verfügung standen; die Anzahl leerer Mägen war an einigen Probennahmeterrainen zu gering. Die verbleibende Unsicherheit liegt in der Größenordnung von 5% beim Hering und 15% beim Sprott.

6.3 Nahrungsmenge und Zusammensetzung

6.3.1 Hering

Die festgestellten mittleren Gesamt-Mageninhalte des Herings in den Monaten März bis August liegen mit 0.11-0.79 g Naßgewicht und einer klaren Tendenz der Zunahme vom März bis Juli in der von anderen Autoren beschriebenen Größenordnung. Die Ergebnisse vom Mai/Juni 1990 und 1991 sind konkret vergleichbar mit den von Hinrichs (1985) für die Subdiv. 25 veröffentlichten Mageninhalten aus den Mai-Monaten 1980-1982. Letztere lagen in den Absolutwerten mit 0.56-0.69 g pro Individuum zwar höher als in der vorliegenden Untersuchung (0.49 und 0.36 g), sie bezogen sich jedoch im Mittel auf größere Individuen. Der mittlere Anteil des Mageninhaltes am Körpergewicht betrug übereinstimmend in beiden Fällen 0.6%. Lediglich 1982 war

der Anteil im Mai mit 1.8% deutlich höher, wobei dieser Wert allerdings nur auf Material von 2 Stationen beruht (Hinrichs 1985). Die Zusammensetzung der Nahrung war im Mai 1981 geprägt durch hohe Anteile an Mysidaceen, Gammariden, Cumaceen und Sagitten; sie entsprach auf 4 von 7 verschiedenen Positionen im Bereich des Bornholm Beckens nicht der Nahrungskomposition aus der vorliegenden Untersuchung, die sehr hohe Anteile an Mesozooplankton aufwies. Ebenso zeigten die Ergebnisse aus dem Jahr 1981 keine gute Übereinstimmung mit den Befunden von Hinrichs (1985 und 1986) aus den Jahren 1980, 1982 und vom Juni 1983. Dort bildete wiederum Mesozooplankton, vor allem *Pseudocalanus elongatus*, auf den 10 untersuchten Stationen die Hauptnahrung. Als zweite wichtige Nahrungskomponente hatten Fisch-eier auf 4 Stationen einen Gewichtsanteil von über 20%. Cladoceren und *Harmothoe sarsi* waren regelmäßig, aber in relativ geringen Gewichtsanteilen anzutreffen (Hinrichs 1985 und 1986). Dies stimmt mit der Zusammensetzung der Nahrung in der vorliegenden Untersuchung weitgehend überein.

Weitere Ergebnisse von Mageninhaltsanalysen am Hering der Subdiv. 25 wurden von Zalachowski et al. (1975) veröffentlicht. Die Probennahmen fanden in allen Quartalen der Jahre 1971 und 1972 statt, wobei die Ergebnisse für die Subdiv. 25 und 26 zusammengefaßt präsentiert wurden. Danach lagen die mittleren Mageninhalte im 2. Quartal bei 1.1% des Körpergewichtes. Dieser Wert erscheint recht hoch im Vergleich zu den 1990 im Mai/Juni und 1991 im April und Mai festgestellten Werten von 0.4-0.6%. Eine Erklärung für diesen Unterschied könnte in der von Zalachowski et al. (1975) durchgeführten Rückberechnung des Lebendgewichtes der Nahrungsorganismen liegen. Die für Juli und August in der vorliegenden Untersuchung festgestellten mittleren Mageninhalte von 0.3-0.8% des Körpergewichtes entsprechen dagegen in der Größenordnung dem von Zalachowski et al. (1975) für das 3. Quartal ermittelten Wert von 0.6%. Übereinstimmend bestand die Nahrung in beiden Untersuchungen im 2. Quartal überwiegend aus Mesozooplankton. Im 3. Quartal traten dagegen größere Abweichungen auf. Das Makrozooplankton dominierte in den polnischen Untersuchungen, was mit der Probennahme in überwiegend flacheren Bereichen der zentralen Ostsee mit Grundschleppnetzen erklärt werden kann.

Eine vorläufige Analyse des lettischen Datensatzes an Mageninhalten von Heringen aus der internationalen Datenbank zeigte eine eindeutige Dominanz von Mesozooplankton in den Mägen kleinerer Heringe von 8-16 cm Länge zu allen Jahreszeiten (Sparholt 1993). Mit zunehmender Körperlänge nahm der Anteil an Makrozooplankton im Mageninhalt zu. Hierbei hatten vor allem Mysidaceen im 1. und 4. Quartal eine hohe Bedeutung. Im 2. und 3. Quartal bildete das Mesozooplankton die alleinige Nahrungsgrundlage, unabhängig von der Räuberlänge. Diese Analysen bestätigen für den Hering der östlichen zentralen Ostsee (Subdiv. 26 und 28), übereinstimmend zu den eigenen Ergebnissen aus der Subdiv. 25, daß das Mesozooplankton die Hauptnahrung von Heringen im Frühjahr und Sommer ist. Der mittlere Mageninhalt von Heringen der Längensklasse 20-22 cm lag in Subdiv. 26 und 28 im 2. Quartal im Mittel bei 0.11 g (Sparholt 1993), was deutlich geringer ist als die in der vorliegenden Studie bestimmten Mageninhaltsgewichte von 0.21-0.49 g für gleichgroße Heringe. Auch im 3. Quartal sind die mittleren Mageninhalte von Heringen der Längensklassen 22-24 cm

mit 0.15 g z.T. wesentlich geringer als die für das Bornholm Becken im Juli und August ermittelten Inhaltsgewichte (0.19-0.79 g). Eine Limitierung von geeigneter Nahrung in der östlichen zentralen Ostsee (Kornilovs et al. 1992, Naglis & Sidrevis 1993, Raid & Lankov 1993, Sparholt 1993) könnte diese Unterschiede erklären.

Popiel (1951) beschreibt die Nahrungszusammensetzung von Heringen in der Danziger Bucht und der Stolper Rinne zu verschiedenen Monaten der Jahre 1948-1950. Er unterscheidet dabei saisonale Freßperioden der Frühjahrs- und Herbstlaicher mit z.T. erheblichen Unterschieden in der aufgenommenen Nahrungsmenge und Zusammensetzung. Eine Unterscheidung von Frühjahrs- und Herbstlaichern wurde von anderen Autoren nicht durchgeführt, entweder weil kein Unterschied in der Nahrung gefunden wurde (Aneer 1975) oder weil der Anteil der Herbstlaicher sich in den letzten Jahrzehnten drastisch reduzierte (Ojaveer 1981). Die in der vorliegenden Studie analysierten Mageninhalte adulter Heringe aus dem März/April beziehen sich weitgehend auf den Herbstlaicheranteil an der Population im Gebiet des Bornholm Beckens, da die Frühjahrslaicher sich zu dieser Zeit in ihren küstennahen Laichgebieten aufhalten (Aro 1989, Popiel 1984). Da die Unterscheidung zwischen Frühjahrs- und Herbstlaichern für die vorliegende Untersuchung nicht von Bedeutung war, wurde zur Beschleunigung der Probennahmen auf eine generelle Bestimmung der Reifegrade verzichtet.

Die in der vorliegenden Studie festgestellte Zusammensetzung der Nahrung des Herings im Bornholm Becken von April bis August mit hohen Anteilen an Copepoden (überwiegend Adulte und auch ältere Jugendstadien von *Pseudocalanus elongatus* und geringere Anteile an *Temora longicornis*) und geringen Gewichtsanteilen an Makrozooplankton (maximal 16% bestehend aus Mysidaceen und Polychaeten, seltener Cumaceen und Amphipoden), stimmen auch mit weiteren Literaturangaben (Davidyuk et al. 1992, Fetter & Davidyuk 1993, Szypula 1985) zur Nahrung des Herings in den offenen Seegebieten der Ostsee gut überein. Auch der hohe Gewichtsanteil an Mysidaceen im März 1988 ist für die Jahreszeit aufgrund des relativ geringen Nahrungsangebotes an Mesozooplankton nicht ungewöhnlich. Außergewöhnlich hoch erscheint dagegen der Gewichtsanteil an Cladoceren in den Monaten Mai und August 1991. Weder in den Untersuchungen von Hinrichs (1985 und 1986), Popiel (1951), Szypula (1985), Zalachowski et al. (1975) noch in der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben wurden vergleichbare Nahrungszusammensetzungen festgestellt. Hierbei ist allerdings zu beachten, daß bei den von Davidyuk et al. (1992), Fetter & Davidyuk (1993) und Sparholt (1993) durchgeführten ersten Analysen der umfangreichen lettischen Daten in der internationalen Datenbank wahrscheinlich Gebiete und Zeiträume zu sehr zusammengefaßt wurden, um solche außergewöhnlichen Situationen noch aufzulösen. Lediglich Flinkman et al. (1992) und Hansson et al. (1990) weisen darauf hin, daß Cladoceren aktiv von Heringen selektiert werden und sie demzufolge im Vergleich zum Nahrungsangebot in den Mageninhalten deutlich überrepräsentiert sind (siehe Kapitel 6.4.1).

Der Gewichtsanteil an Pisces (Eier, Larven und Klein-Fische) erscheint mit maximal 2-5% in den Monaten April, Mai und Juli 1991 ebenfalls nicht außergewöhnlich hoch. Fischeier in den Mägen von Heringen wurden von Hinrichs (1985 und 1986) regelmäßig im Mai/Juni 1980-1983 im Arkona und Bornholm Becken und im Mai 1981 auch

in der südlichen Gotlandsee gefunden. Dabei handelte es sich um Sprott-, Seequappen- und Dorscheier. Popiel (1951) identifizierte im Mai 1948-1950 größere Mengen an Fischeiern in Heringsmägen aus der inneren Danziger Bucht und auch Lohmeyer & Hempel (1977) berichten von Heringen aus der Eckernförder Bucht, die im Januar/Februar 1976 größere Mengen von Scholleneiern gefressen hatten. Auch die lettischen Daten in der internationalen Datenbank an Mageninhalten belegen einen Wegfraß von Fischeiern in der Subdiv. 26 und 28, wobei allerdings die Präsenz von Fischeiern sehr gering war. Da von allen genannten Autoren keine Eizahlen in den Heringsmägen ermittelt wurden, kann eine weitergehende Einordnung der erzielten Ergebnisse nicht erfolgen.

Aus der Nordsee liegen vergleichbare Ergebnisse von flächendeckenden Mageninhaltsanalysen (Daan et al. 1985, Hopkins 1988, Last 1989) und von gezielten Magenprobennahmen in Gebieten mit hohen Abundanzen an Ichthyoplankton vor (Garrod & Harding 1981). Die dort erhaltenen Werte von durchschnittlich < 1.0 Fischeiern pro Heringsmagen lassen die Werte aus dem Bornholm Becken (1.7-31.5 Eier pro Magen) hoch erscheinen. Dieser Unterschied kann mit der verschiedenen Vertikalverteilung der Fischeier in beiden Seegebieten erklärt werden. Im Gegensatz zur Situation in der Nordsee, wie sie von Coombs et al. (1985 und 1990) dargestellt wird, kommen Fischeier im Bornholm Becken in hohen Konzentrationen im unteren Zwischenwasser und oberen Bodenwasser vor (Grauman & Krenkel 1986, Müller & Pommeranz 1984, Wieland 1988, Wieland & Zuzarte 1991). Im gleichen Wasserkörper halten sich auch die Heringe und Sprotten während ihrer täglichen Freßperiode auf (siehe Kapitel 5.2.2), so daß hier aufgrund der Verteilungsmuster eine hohe Zehrung zu erwarten ist.

Neben dem Wegfraß von Fischeiern wurde die Aufnahme von Fischlarven durch Heringe in der Ostsee nur selten beobachtet. Hinrichs (1985) stellte im Oktober 1980 auf einer Position am nördlichen Rand des Bornholm Beckens Seequappen- und Sprottlarven in Heringsmägen fest. Popiel (1951) berichtet von größeren Mengen an Gobiidenlarven, die von Heringen im Danziger Tief im Juli und August 1948-1950 gefressen wurden. Eine begrenzte Zehrung wurde außerdem in der Stolper Rinne im Mai und in der inneren Danziger Bucht im August beobachtet (Popiel 1951). Die insgesamt geringen Anzahlen an Larven in den Mägen von Heringen in den dargestellten unterschiedlichen Untersuchungen können folgendermaßen interpretiert werden:

- 1) Probennahme außerhalb der Laichzeit (betrifft die Ergebnisse von Ostrowski & Mackiewicz 1992 und Ostrowski 1993).
- 2) Probennahme weitgehend außerhalb der Laich- und Aufwuchsgebiete (betrifft die Studien von Aneer 1975, Aro et al. 1989, Flinkman et al. 1991 und Raid & Lankov 1993).
- 3) Mageninhaltsanalyse auf gewichtsmäßige Zusammensetzung der Nahrung ausgerichtet und daher möglicherweise keine Berücksichtigung in geringer Anzahl vorkommender Nahrungstaxa (betrifft die Untersuchungen von Szypula 1985 und Zalachowski et al. 1975).

- 4) Schleppzeiten und Zeitdauer vom Fang bis zur Konservierung zu lang (betrifft alle Arbeiten).

Besonders der 4. Problempunkt erscheint kritisch, da die von Balfoort (1984), Christensen (1983) und Hunter & Kimbrell (1980) beschriebene sehr kurze Verdauungszeit für Fischlarven eine Probennahme mit Schleppnetzen generell in Frage stellt. Zumindest waren demnach alle bisher in der Ostsee durchgeführten Mageninhaltsanalysen zur Beurteilung des Wegfraßes an Fischlarven durch Heringe und Sprotten ungeeignet. Dies gilt auch für die internationale Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott. Die höhere Präsenz von Larven in den Mägen aus der Subdiv. 25 (vorliegende Untersuchungen mit relativ kurzen Schlepp- und Bearbeitungszeiten) im Vergleich zu den Subdiv. 26, 28 und 29 (internationale Datenbank) können diese Vorstellung unterstützen. In der Datenbank sind zwar nur Inhaltsgewichte und keine Anzahlen aufgeführt; die Gewichte wurden aber über Anzahlen und Standardgewichte unterschiedlicher Arten und Stadien berechnet (Fetter & Davidyuk 1993), so daß in der Regel auch kleine Nahrungspartikel Berücksichtigung fanden (Uzars per. Mitt.). Dieses läßt den Schluß zu, daß größere Anzahlen an Fischlarven in jedem Fall erfaßt worden sind.

Gezielte Untersuchungen zum Wegfraß von Ichthyoplankton durch Heringe wurden bisher lediglich in der Nordsee durchgeführt (Daan 1976, Daan et al. 1985, Garrod & Harding 1981, Hopkins 1988, Last 1989, Pommeranz 1981). Konstruktive Vorschläge zur Reduzierung eines möglichen Fehlers durch eine fortgesetzte Verdauung während des Fangprozesses und der Probenbearbeitung wurden von diesen Autoren nicht erbracht. Während Daan (1976), Daan et al. (1985) und Hopkins (1988) Magenproben aus Schleppnetzfangen mit einer Schleppzeit von 30 min. untersuchten, betrug die Schleppdauer bei Garrod & Harding (1981) und Pommeranz (1981) jeweils 60 min.. Garrod & Harding (1981) führten ihre Probennahmen in Gebieten mit hohen Abundanz an Ichthyoplankton durch, während Daan et al. (1985), Hopkins (1988) und Last (1989) versuchten, möglichst flächendeckend zu arbeiten. Unabhängig von den unterschiedlichen Einsatzstrategien waren die Anzahlen an Fischlarven mit Ausnahme weniger Stationen sehr gering. Dies steht im Einklang mit Ergebnissen von Nahrungsuntersuchungen an Heringen vor der englischen Küste durch Hardy (1924) und Ogilvie (1934) und in der nördlichen Nordsee durch Savage (1937).

In der vorliegenden Arbeit konnte keine signifikante Abhängigkeit der Larvenanzahlen in den Mägen von Sprotten (als Fischart mit kürzerer Verdauungszeit) von der Einsatzdauer des Schleppnetzes festgestellt werden. Auch der Anteil bis zur Art identifizierter Larven war bei kürzeren Einsatzzeiten nicht höher. Eine mögliche Erklärung für dieses Ergebnis ist die in den Hälterungsexperimenten beobachtete Verzögerung in der Verdauung als Reaktion auf den Fang- und Handhabungsstress. Die von Balfoort (1984) mit Heringslarven (13-18 mm) durchgeführten Verdauungsexperimente mit Heringen als Räuber (10-15 cm) zeigten eine weitgehende Verdauung der Larven nach ca. 60 min. bei 11.5°C. Nach 120 min. Verdauungszeit konnten selbst Reste von Larven nicht mehr in den Mägen identifiziert werden. Allerdings erhöhte sich die Verdauungszeit signifikant, wenn außer Larven noch andere, schwerer

verdaubare Nahrung gefressen wurde. In diesen Fällen konnten Heringslarven auch nach 60 min. noch eindeutig als Fischlarven identifiziert werden (Balfoort 1984). Auch Christensen (1983) bestätigte die Verdauungsverzögerung von Heringslarven in Sandaalmägen, wenn neben den Larven auch Copepoden in den Mägen vorhanden waren. Bei einer Zeitdauer von 45-75 min. vom mittleren Fangzeitpunkt bis zur Konservierung sollten demnach, selbst bei einer fortgesetzten Verdauung, die kurz vor dem Fang gefressenen Larven noch als solche zu identifizieren sein. Die Tatsache, daß 34% und 49% der Larven in Herings- und Sprottmägen noch bis zur Art identifiziert werden konnten, unterstützt die Annahme einer verzögerten Verdauung der Fischlarven durch die beiden genannten Faktoren. Allerdings gab es kaum Larven, die in einem guten Erhaltungszustand waren, und vor allem kleine Larven waren überwiegend stark verdaut. Eine substantielle Unterschätzung der Mageninhalte an Fischlarven erscheint aus den genannten Gründen unwahrscheinlich.

Die Überprüfung einer möglichen nächtlichen Aufnahme von Fischlarven durch Hering und Sprot, wenn sie sich im Bereich der oberen Wassersäule (dem bevorzugten Aufenthaltsbereich von Larven der meisten Fischarten) aufhalten, erbrachte ebenfalls nur sehr geringe Anzahlen an konsumierten Larven. Eine Ausnahme war nur bei Heringen im August 1988 festzustellen. Der Anteil bis zur Art identifizierter Larven war in den Tagesfängen höher, was darauf hindeutet, daß die überwiegend in der ersten Nachthälfte in den Mägen gefundenen Larven während der Dämmerungsphase vor Sonnenuntergang aufgenommen wurden.

Im Vergleich zu Fischeiern und vor allem Larven wird in der Literatur häufiger über Klein-Fische in Heringsmägen berichtet. So stellte Aneer (1975) Klein-Fische in Heringsmägen aus dem schwedischen Küstengebiet vor Askö im September/Okttober 1971 fest, allerdings ohne die Arten zu spezifizieren. Klein-Fische traten in sehr geringen Mengen auch in den Mägen von Heringen aus dem Golf von Finnland im November 1989 auf (Flinkman et al. 1991). Hinrichs (1985) berichtet von Gobiiden bzw. 0-Gruppen Seequappen in Heringsmägen vom nördlichen Rand des Bornholm Beckens und aus dem Arkona Becken im Mai und Oktober 1981. Es handelte sich jedoch in allen Fällen nur um Einzelexemplare (Hinrichs 1985). Im Gegensatz hierzu identifizierten Lohmeyer & Hempel (1977) größere Mengen an Gobiiden in den Mägen von Heringen aus der Eckernförder Bucht im Januar/Februar und von der Oderbank im November 1976. Auch Popiel (1951) beobachtete häufiger Klein-Fische in den Mägen von Heringen aus der Danziger Bucht in den Monaten Januar und September bis Dezember 1948-1950. Größere Gewichtsanteile an Gobiiden in der Nahrung von Heringen aus der Danziger Bucht wurden von Ostrowski & Mackiewicz (1992) und Ostrowski (1993) im Herbst und Winter 1991 und 1992 festgestellt. Der hohe Gobiiden-Anteil in diesen Untersuchungen könnte in der Probennahme mit Grundschleppnetzen im Herbst und Winter begründet sein. Laut Lohmeyer & Hempel (1977) verlassen die Gobiiden im Herbst die flachen Küstengebiete und wandern in tiefere Bereiche der Ostsee ab, wo sie von den Heringen als Nahrungsquelle genutzt werden. Auch in den Mageninhaltsangaben aus der internationalen Datenbank traten Grundeln in Subdiv. 26 und 28 lediglich im 1. und 4. Quartal in einer geringen Anzahl in Heringsmägen auf, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß die Proben-

nahmen überwiegend mit Schwimmschleppnetzen durchgeführt wurden.

In der vorliegenden Untersuchung wurden Gobiiden in Heringsmägen in geringen Anzahlen auf einzelnen Stationen im März 1988, April und August 1991 festgestellt, während größere Mengen auf einer Dauerstation im September 1988 auftraten. Die Probennahmen erfolgten im März 1988 und April 1991 mit Grundschleppnetzen in Bereichen mit ausreichend hohen Sauerstoffkonzentrationen und im September 1988 im relativ flachen Randbereich des Bornholm Beckens mit einem semi-pelagischen Netz. Pelagisch traten Grundeln im Bornholm Becken in hohen Konzentrationen lediglich im Sommer in den obersten 10 m der Wassersäule auf (Grønkjaer unveröfftl.). Dies erklärt die insgesamt geringe Bedeutung an Grundeln als Nahrung der untersuchten Heringe im Bornholm Becken.

Neben dem saisonal und mehr auf flachere Bereiche der Ostsee begrenzten Wegfraß von Grundeln sind Hinweise zur Präsenz von Jungfischen in der Nahrung von Heringen äußerst spärlich. Lediglich Davidyuk (1983) und Hinrichs (1985) berichten von 0-Gruppen Clupeiden und Seequappen in einzelnen Mägen aus den Subdiv. 26 und 28 bzw. 24 und 25. In den Heringsmägen aus dem Bornholm Becken konnten in der vorliegenden Studie 0-Gruppen Sprotten und Dorsche nur im August 1988 und 1991 in geringen Anzahlen identifiziert werden. Die Analysen von Mageninhaltsangaben aus der internationalen Datenbank erbrachten, wie für Fischlarven, keine Hinweise auf einen bedeutenden Wegfraß außerhalb des Bornholm Beckens. Die Hypothese, daß die geringen Anzahlen an älteren Larven und 0-Gruppen Individuen in den Mägen von Heringen aus dem Bornholm Becken bedingt sind durch eine Verdriftung dieser Jugendstadien in östlichere Seegebiete (Grauman 1984, Herra 1988a), läßt sich somit nicht bestätigen.

Auch Mageninhaltsanalysen an Heringen aus der Nordsee lieferten kaum Hinweise auf eine größere Bedeutung von 0-Gruppen Individuen als Nahrung von Heringen (Daan 1976, Daan et al. 1985, Garrod & Harding 1981, Hansen 1955, Hopkins 1988, Pommeranz 1981). Eine Ausnahme bildet der Wegfraß von 0-Gruppen Sandaalen. So berichtet Last (1989) von größeren Gewichtsanteilen an 0-Gruppen *Ammodytes* spp. in Heringsmägen. Die mittleren Anzahlen waren jedoch mit < 0.1 Klein-Fischen pro Magen im Februar 1983, 1984 und 1986 und im August/September 1986 gering. Lediglich im Mai 1986 konnten 2.2 Klein-Fische pro Magen identifiziert werden. Der Wegfraß von 0-Gruppen Sandaalen durch Heringe wird von Hardy (1924), Ogilvie (1934) und Savage (1937) für die südliche und nordwestliche Nordsee sowie für englische Küstengewässer bestätigt. Laut Ogilvie (1934) erklärt sich diese Zehrung durch hohe Abundanzen an juvenilen Sandaalen in den Gebieten und zu den Jahreszeiten der Magenprobennahmen. In Kombination mit dem für die Ostsee berichteten Wegfraß an Grundeln im Herbst und Winter zeigt dies, daß 0-Gruppen Individuen prinzipiell als Nahrung von Heringen geeignet sind, wenn sie in ausreichend hohen Konzentrationen im Nahrungsangebot vorkommen und keine geeignetere Beute zur Verfügung steht (siehe Kapitel 6.4.3).

Da im Gegensatz zu Fischlarven eine substantielle Verfälschung der Mageninhalte an Klein-Fischen durch eine schnelle Verdauung während des Fanges und der anschließenden Handhabung ausgeschlossen werden kann (siehe Kapitel 6.6.3), läßt sich aus

den präsentierten Ergebnissen und den Literatur-Angaben schließen, daß 0-Gruppen Individuen als Nahrung von Heringen in der zentralen Ostsee nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen.

6.3.2 Sprott

Die mittleren Mageninhalte von Sprotten in der Subdiv. 25 betrugen nach Hinrichs (1985) im Mai 1980-1982 0.05-0.10 g Naßgewicht, was 0.4-0.9% des Körpergewichtes entspricht. Im Mai/Juni 1990 und 1991 lagen die Mageninhalte im Bornholm Becken nach vorliegenden Untersuchungen bei sehr ähnlichen Werten von 0.08 und 0.09 g, d.h. 0.5% des Körpergewichtes. Übereinstimmend bestand die Zusammensetzung der Nahrung überwiegend aus Mesozooplankton. Hauptbestandteil der Nahrung waren dabei Copepoden, vor allem *Pseudocalanus elongatus* und in geringeren Anteilen *Acartia* spp. sowie *Temora longicornis*. Cladoceren machten im Mai 1980-1982 nur 1-4% der Gewichtsanteile aus (Hinrichs 1985), während sie in den eigenen Untersuchungen einen höheren Prozentsatz von 6-29% erreichten. Ein höherer Anteil an Cladoceren wurde ebenfalls von Hinrichs (1986) im Juni 1983 beobachtet (2-17% Gewichtsanteile auf den unterschiedlichen Stationen). Die Ergebnisse einer 24-Std. Fischerei zeigten dabei, daß Cladoceren in den Abend- bis frühen Morgenstunden einen steigenden Anteil an der Nahrung bildeten. Hinrichs (1986) erklärt dies mit der Begrenzung der Vertikalverteilung von Cladoceren auf den oberen Bereich der Wassersäule. Diese Organismen stehen den Sprotten daher erst während und nach dem abendlichen Aufstieg an die Oberfläche in größerem Umfang als Nahrung zur Verfügung. Dies wird durch die vorliegenden Ergebnisse aus 24-Std. Fischereien im Juli 1991 bestätigt. Neben Copepoden und Cladoceren hatten im Mai/Juni 1980-1983 noch Fischeier eine besondere Bedeutung als Nahrung der Sprotten, wobei der Gewichtsanteil von Station zu Station zwischen 0 und 40% variierte (Hinrichs 1985 und 1986). In der eigenen Untersuchungen lagen die Werte im Mai/Juni 1990 und 1991 in gleicher Größenordnung (im Mittel bei 7 und 25%). Größere Nahrungsorganismen des Makrozooplanktons wurden sowohl von Hinrichs (1985 und 1986) als auch in den eigenen Untersuchungen nur in Einzelexemplaren festgestellt.

Mageninhaltsanalysen an Sprotten aus anderen Gebieten der Ostsee bzw. zu anderen Jahreszeiten kommen ebenfalls zu dem Schluß, daß das Mesozooplankton die primäre Nahrungsgrundlage bildet (van Khanh et al. 1972, Raid & Lankov 1993, Zalachowski et al. 1975). Saisonale Variationen traten sowohl im mittleren Mageninhalt als auch in der Zusammensetzung des Mesozooplanktons als Nahrung auf (Starodub & Kondratjeva 1988, Starodub et al. 1992, Szypula 1985). Die geringsten Mageninhalte wurden regelmäßig im 1. und die höchsten Inhalte im 3. Quartal festgestellt, was mit dem im Bornholm Becken festgestellten Anstieg in den mittleren Mageninhalten von März bis Juli gut übereinstimmt. Im 1., 2. und 4. Quartal bildeten *Pseudocalanus elongatus* und *Temora longicornis* die Hauptnahrung, wobei auch Cladoceren im Mai/Juni in größeren Mengen in den Mägen auftraten. Im 3. Quartal war die Zusammensetzung der Nahrung diverser, mit höchsten Gewichtsanteilen an *Temora longicornis*, gefolgt von *Pseudocalanus elongatus* und unterschiedlichen Cladoceren- und

Copepodenarten (Starodub & Kondratjeva 1988, Starodub et al. 1992, Szypula 1985). In Bezug auf die Nahrungszusammensetzung ergibt sich aus dem Vergleich mit den genannten Arbeiten, daß die Copepodenart *Temora longicornis* als Nährtier in den östlichen Gebieten der zentralen Ostsee von größerer und Cladoceren von geringerer Bedeutung sind als im Bornholm Becken.

Über das Auftreten von Fischeiern in Sprottmägen aus der Ostsee berichtet lediglich Hinrichs (1985), wobei es sich um Sprott- und Seequappeneier handelte. In den Datensätzen der internationalen Datenbank aus den Subdiv. 26, 28 und 29 waren Fischeier nur bei Heringen, nicht jedoch bei Sprotten vertreten.

Gezielte Untersuchungen zum Wegfraß von Ichthyoplankton durch pelagische Fischarten in der Nordsee zeigten regelmäßig Fischeier in Sprottmägen (Daan 1976, Garrod & Harding 1981, Last 1989 und Pommeranz 1981). Die mittleren Anzahlen lagen allerdings, mit Ausnahme weniger Stationen, deutlich unter den im Bornholm Becken von März bis Juli festgestellten Werten von 3.3-54.8 Eier pro Magen. Der von Garrod & Harding (1981) auf der Basis von 32 Schleppnetzfangen in Gebieten mit hohen Abundanzen an Ichthyoplankton bestimmte mittlere Wert lag bei 3.2 Eiern pro Sprottmagen. Wie für den Hering bereits erläutert, dürfte die unterschiedliche Vertikalverteilung der Fischeier in den beiden Seegebieten die Differenzen in den konsumierten Anzahlen erklären.

Hinweise zum Wegfraß von Fischlarven durch Sprotten sind in den Arbeiten der oben genannten Autoren für den Ostseebereich nicht zu finden. So schreibt z.B. Hinrichs (1985), daß lediglich in Herings- aber nicht in Sprottmägen Fischlarven identifiziert werden konnten. Auch in den Datensätzen der internationalen Datenbank waren keine Fischlarven als Nahrung von Sprotten aufgeführt.

In der Nordsee wurden Fischlarven in den Mägen von Sprotten von Garrod & Harding (1981) und Pommeranz (1981) festgestellt. Allerdings waren die Anzahlen in der Regel sehr gering (< 0.1 Larven pro Magen). Im Vergleich dazu ist der in vorliegender Studie für Mai/Juni 1990 erhaltene Mittelwert mit 0.75 Larven pro Sprottmagen aus dem Bornholm Becken außergewöhnlich hoch. Zu erklären ist dies durch eine hohe Abundanz an kleinen Sprottlarven unterhalb der Halokline in diesem Monat (siehe Kapitel 5.2.1.2). Die Tatsache, daß Sprotten Fischlarven intensiv als Nahrung nutzen können, wenn sie in hohen Konzentrationen im Nahrungsangebot vorkommen, zeigten Fuiman & Gamble (1988) in Mesokosmosexperimenten. Eine normalerweise ausgeprägte unterschiedliche Vertikaleinordnung von Fischlarven im Vergleich zu Sprotten und Heringen während ihrer täglichen Freßperiode erklärt die geringe Zehrung an Larven in der Ostsee und wahrscheinlich auch in der Nordsee (siehe Kapitel 6.4.2).

Entsprechend der bereits beschriebenen Größenpräferenz der Sprotten wurden Kleinfische in den untersuchten Mägen aus dem Bornholm Becken praktisch nicht beobachtet. Dies wird bestätigt durch die Mageninhaltsangaben in der internationalen Datenbank und durch Ergebnisse früherer Mageninhaltsanalysen von Sprotten aus dem Seegebiet der Ostsee (Hinrichs 1985 und 1986, Nguyen van Khahn 1972, Starodub & Kondratjeva 1988, Starodub et al. 1992, Raid & Lankov 1993, Zalachowski et al. 1975) und der Nordsee (Daan 1976, Garrod & Harding 1981, Pommeranz 1981).

6.4 Nahrungsangebot und -selektion

6.4.1 Evertebratenplankton

Die Rangkorrelationsanalysen mit Mageninhaltsgewichten an taxonomischen Großgruppen und Anzahlen an Fischeiern, -larven und Klein-Fischen lieferten erste Hinweise auf eine mögliche Nahrungsselektion von Hering und Sprott. So traten bei beiden Räubern hohe Anzahlen an Fischeiern bei hohen Inhaltsgewichten an Copepoden, aber geringe Anzahlen bei hohen Inhalten an Cladoceren auf. Die in 9 von 17 Probennahmeterminen auf dem 5% Niveau signifikanten negativen Korrelationen von Eizahlen und Cladocereengewichten könnten auf eine individuelle Bevorzugung einer der beiden Nahrungstaxa hinweisen, lassen sich aber auch durch eine unterschiedliche räumliche Einordnung beider Gruppen erklären. Für den Hering konnte als weiteres Ergebnis der Korrelationen eine Tendenz zu relativ hohen Anzahlen an Klein-Fischen bei hohen Inhaltsgewichten an Makrozooplankton festgestellt werden. Auch Mysidaceen und Polychaeten waren zu 50% der Probennahmetermine signifikant positiv korreliert. Dies könnte wiederum auf eine gezielte Aufnahme dieser größeren Nahrungsorganismen durch einzelne Heringe deuten, aber auch mit entsprechender Kovarianz in der Verteilung der Beuteorganismen zusammenhängen.

Die saisonale Bestandsentwicklung des Mesozooplanktons im Verlauf der Laichzeit von Dorsch und Sprott und die Vertikalverteilung der wichtigsten Nahrungstaxa von Hering und Sprott im Jahr 1987 läßt sich auf Basis der BMP-Monitoring Daten (Anon. 1990d und unveröfftl. Datenmaterial) sowie der von Müller & Zuzarte (1989) analysierten vertikal auflösenden Multischließnetzfänge folgendermaßen beschreiben:

- Minimale Abundanzen des Mesozooplanktons traten Anfang April in der gesamten Wassersäule und Ende April im Tiefenbereich von 55-85 m auf, gefolgt von einem einheitlich kontinuierlichen Anstieg bis Mitte Juli.
- Dieser Anstieg erklärt sich aus der Zunahme der Abundanz von Copepodidstadien und dem verstärkten Auftreten von Appendicularien (*Fritillaria borealis*) im Mai/Juni und Cladoceren (*Evadne nordmanni*, *Bosmina coregoni maritima* und *Podon intermedius*) im Laufe der Sommermonate.
- Im März und April waren die Abundanzen im Tiefenbereich von 55-85 m höher als im oberen Bereich der Wassersäule, während sich dies in den folgenden Monaten generell umkehrte.
- Copepoden bildeten in beiden Tiefenhorizonten zu allen Probennahmeterminen den Hauptbestandteil des Mesozooplanktons, wobei *Pseudocalanus elongatus* die dominierende Art unterhalb der Halokline war.
- Eine diurnale Vertikalwanderung konnte lediglich für den Copepoden *Temora longicornis* festgestellt werden.
- Cladoceren waren in hohen Abundanzen nur oberhalb von 40 m Wassertiefe anzutreffen.

Die von Müller & Zuzarte (1989) und in den unveröffentlichten BMP-Daten im Jahr

1987 beobachtete Dominanz der Copepodenart *Pseudocalanus elongatus* im Mesozooplankton des unteren Zwischen- und oberen Bodenwassers entspricht der Situation im Zeitraum 1979-1988 (Anon. 1990d). Innerhalb dieses Zeitraumes wies der Gesamtbestand an Mesozooplankton im 2. Quartal des Jahres 1987 allerdings im Bornholm Becken minimale Werte auf (Anon. 1990d). Verantwortlich dafür waren möglicherweise die in diesem Jahr auftretenden extrem niedrigen Temperaturen im Oberflächen- und Zwischenwasser. Das späte Auftreten von Cladoceren im Plankton im Jahr 1987 kann daher als Ausnahmesituation angesehen werden. Laut Ackefors (1969) erscheinen die Cladocerenarten *Bosmina coregoni maritima* und *Evadne nordmanni* in größeren Anzahlen ab Mai in der pelagischen Lebensphase, während *Podon polyphemoides* ab Ende Mai und *Podon intermedius* ab Juli im Plankton auftritt. Die beschriebene Vertikalverteilung der Cladoceren mit hohen Konzentrationen oberhalb von 40 m Wassertiefe wird von Waldmann (1959) bestätigt.

Im saisonalen Gang zeigten die Gesamt-Mageninhalte in Gewichtseinheiten beim Hering und Sprott generell einen ähnlichen Trend wie die Entwicklung des Angebotes an potentieller Nahrung im Tiefenbereich von 55-85 m (unveröfftl. BMP-Daten). Copepoden bildeten zu allen Probennahmeterminen die häufigste taxonomische Großgruppe im Nahrungsangebot und mit wenigen Ausnahmen auch in den analysierten Mageninhalten. Nur im März 1988 fraßen Heringe überwiegend Mysidaceen und im August 1988 und 1991 konsumierten Sprotten überwiegend Cladoceren. Bei Heringen weisen die Selektions-Indices für Copepoden in der Regel auf eine Aufnahme entsprechend dem Angebot. Für Cladoceren wurden für die Mehrzahl der Sommermonate hohe bis sehr hohe Selektionswerte für den Hering und vor allem für den Sprott ermittelt. Lediglich zu Beginn des Untersuchungszeitraumes im März und April fraßen Sprotten Copepoden entsprechend dem Angebot; in den folgenden Monaten selektierten sie Copepoden negativ. Die ab Mai beobachtete positive Selektion von Cladoceren wird für Heringe von Hansson et al. (1990) und Flinkman et al. (1992) als Ergebnis gezielter Studien zur Nahrungsselektion von Heringen in der nördlichen Ostsee bestätigt. Durch Vergleiche von Mageninhalten von Hering und Sprott mit Zooplanktonfängen in Subdiv. 24 und 25 im Juni 1986 zeigte Hinrichs (1986) ebenfalls, daß Cladoceren von Heringen und in noch weit stärkerem Maße von Sprotten positiv selektiert werden. Die ausgeprägt positive Selektion von Cladoceren durch Sprotten und eine Vernachlässigung von Copepoden in Zeiten mit hohen Abundanzen an Cladoceren im Plankton von Juli bis September stellte bereits Mankowski (1947) in der zentralen Ostsee fest.

Bei der Bewertung der Größenordnung der berechneten Selektions-Indices für die Sprotten ist zu beachten, daß diese nach Beendigung ihrer Laichzeit im Juli eine Tendenz zu einer flacheren Einordnung in der Wassersäule zeigen (Elwertowski 1960, Starodub & Kondratjeva 1988) und ab Juli z.T. auch flacher als 55 m gefangen wurden (siehe Kapitel 5.2.2). Dieses bedeutet, daß das zur Berechnung der Selektions-Indices verwendete Nahrungsangebot in 55-85 m Wassertiefe dem genutzten Nahrungsangebot nicht wirklich entspricht. Wie aus den Vertikalverteilungen der Cladoceren im Juli und September 1987 ersichtlich (Müller & Zuzarte 1989) ist eine Unterschätzung des Nahrungsangebotes an Cladoceren durchaus denkbar.

Bei der Berechnung der Selektions-Indices nach Shorigin wurden Gewichtsanteile in der Nahrung mit Abundanzen im Nahrungsangebot verglichen. Dies setzt voraus, daß Copepoden und Cladoceren keine signifikant unterschiedlichen Individualgewichte aufweisen. Da die von Heringen und Sprotten konsumierte Copepodenfraktion hauptsächlich aus Adulten und älteren Jugendstadien von *Pseudocalanus elongatus* bestand, deren Individualgewichte denen von Cladoceren im Mittel entsprechen (Hernroth et al. 1985), erscheint diese Annahme haltbar.

Die durchgeführten Vergleiche des Nahrungsangebotes an Mesozooplankton und der Mageninhalte gehen weiterhin davon aus, daß die Zusammensetzung des Zooplanktons auf der Station BMPK2 im jeweiligen Probennahmemonat repräsentativ für das gesamte Bornholm Becken ist. Nach einer Analyse der Horizontalverteilung des Mesozooplanktons im April 1975 waren adulte Copepoden etwa gleichmäßig über das gesamte zentrale Becken verteilt (Müller 1982). Copepodidstadien zeigten dagegen eine etwas ungleichmäßigere Verteilung mit Konzentrationen östlich von Bornholm in 80 m Wassertiefe und am nordöstlichen Rand des Beckens in 60-80 m Wassertiefe. Die von Hinrichs (1986) parallel zur Magenprobennahme im Juni 1983 auf 6 verschiedenen Stationen im Bornholm Becken durchgeführte Erfassung des Nahrungsangebotes an Mesozooplankton (Vertikalhols mit einem WP2-Netz) bestätigt Zweifel an der Repräsentativität von einzelnen Stationen für ein größeres Seegebiet. So konnte zwar noch eine relativ einheitliche prozentuale Zusammensetzung des Mesozooplanktons festgestellt werden, aber die absoluten Abundanzen pro m³ wiesen bei wiederholten Probennahmen auf einer Dauerstation große Unterschiede auf. Da weitere Daten zur Horizontalverteilung des Mesozooplanktons weder aus dem BMP-Monitoring noch aus eigenen Probennahmen vorliegen, kann die Validität der getroffenen Annahme nicht weiter überprüft werden.

Informationen über die Abundanzen und Bestandsentwicklungen des Makrozooplanktons im zentralen Bornholm Becken sind sehr limitiert und beschränken sich auf exemplarische Untersuchungen zu einzelnen Unterordnungen. Mysidaceen gelten als eine der bedeutendsten Nahrungsquellen des Herings in der Ostsee (Aneer 1975, Hinrichs 1985, Ostrowski 1993, Ostrowski & Mackiewicz 1992, Popiel 1951, Sparholt 1993, Zalachowski et al. 1975, Anon. 1992a). Obwohl *Mysis mixta* auch in der vorliegenden Untersuchung den mit Abstand höchsten Gewichtsanteil des Makrozooplanktons in den Heringsmägen stellte, liegt ihr Gesamtanteil in der Regel unter 10%. Aus dem Produktionszyklus der Mysidaceen und den saisonal unterschiedlichen vertikalen und horizontalen Verteilungen (Anon. 1992a, Shvetsova et al. 1992) erklärt sich die größere Bedeutung von Mysidaceen als Nahrung des Ostseeherings im 1. und 4. Quartal (siehe Kapitel 6.3.1). Mysidaceen reagieren sehr empfindlich auf niedrige Sauerstoffkonzentrationen und meiden daher im allgemeinen Gebiete mit weniger als 2 ml/l Sauerstoff im Bodenwasser. Dies erklärt nach Välipakka (1990) die geringen Abundanzen im Randbereich des Bornholm Beckens und ein fast vollständiges Fehlen ab Wassertiefen >80 m. Dies dürfte der zweite Grund für die geringen Gewichtsanteile von *Mysis mixta* in den untersuchten Mägen von Hering und Sprott im Bornholm Becken sein.

Im Gegensatz zu *Mysis mixta* toleriert der ebenfalls häufiger in den Mägen des Herings vertretenen Polychaet *Harmothoe sarsi* Sauerstoffmangelsituationen (Szaniawska & Wiktor 1989). Die Adulten zeigen eine nächtliche Wanderung in das Pelagial (Sarvala 1971), waren in den durchgeführten vertikalauflösenden Planktonfängen jedoch nur unterhalb von 70 m Wassertiefe anzutreffen. Larven und Jungtiere nach der Metamorphose halten sich von April bis Juli ständig im Pelagial auf, wobei sie jedoch Wassertemperaturen $> 6^{\circ}\text{C}$ meiden und daher ab Mai nicht in der oberen Wassersäule anzutreffen sind (Sarvala 1971). Maximale Biomassen treten im Spätsommer auf, wobei jedoch keine ausgeprägten Konzentrationen in den offenen Seegebieten der zentralen Ostsee beobachtet wurden (Sarvala 1971). Die relativ geringen Abundanzen und die größere Toleranz von *Harmothoe sarsi* gegenüber geringen Sauerstoffkonzentrationen, d.h. die tiefere Vertikaleinordnung der Adulten im Vergleich zum potentiellen Räuber Hering, dürften die Gründe für den geringen Gewichtsanteil an der Nahrung sein. Allerdings deutet sich an, daß die Verdauungszeit von Polychaeten kurz ist, da selten intakte Individuen identifiziert werden konnten. In den meisten Fällen waren nur noch die Chitinborsten erhalten, was zu einer Unterschätzung des Gewichtsanteils in der Nahrung im Vergleich zu anderen Beutetieren geführt haben könnte. Ähnliche Erfahrungen machten auch andere Autoren (Aneer 1975, Hinrichs 1985). Die geringen Gewichtsanteile an Amphipoden, vor allem an *Pontoporeia affinis*, die in anderen Gebieten der zentralen Ostsee häufig in Heringsmägen zu finden sind (Aneer 1975, Popiel 1951), erklärt sich aus sehr geringen Abundanzen im Bornholm Becken aufgrund einer Präferenz zu geringen Salinitäten und einer hohen Empfindlichkeit gegenüber geringen Sauerstoffkonzentrationen (Sarvala 1986).

6.4.2 Ichthyoplankton

Die im Bornholm Becken von 1987-1992 durchgeführten Aufnahmen des Ichthyoplanktons zeigten hohe Abundanzen an Dorscheiern von April bis August (Wieland in Vorb.). Der Beginn der Laichzeit lag jeweils im März, was den Ergebnissen von Müller & Bagge (1984) für den Zeitraum 1970-1978 entspricht, während Grimm & Herra (1984) für den Zeitraum 1981-1984 auch schon von einer begrenzten Laichaktivität im Februar berichten. Die in den Jahren 1987 und 1988 auch im September und Oktober durchgeführten Ichthyoplankton-Aufnahmen erbrachten lediglich sehr geringe Eiabundanzen und bestätigten somit einen von Kändler (1938) berichteten zweiten Höhepunkt des Laichens im September nicht. Damit kann davon ausgegangen werden, daß die Magenprobennahmen von März bis August 1988 und 1991 die Laichzeit des Dorsches ausreichend abgedeckt haben.

Die von Müller & Bagge (1984) während einzelner Ichthyoplankton-Aufnahmen festgestellten mittleren monatlichen Abundanzen an Dorscheiern lagen 1970-1978 im März bis Juni mit Werten von 11-33, 13-66, 15-95 bzw. 26-86 Eier pro m^2 deutlich über den entsprechenden Monatswerten von 1987-1992 (2-9, 5-28, 9-15 bzw. 12-23 Eier pro m^2). Auch Uzars et al. (1991) berichten von einer entsprechenden Abnahme von 23-67 Eiern pro m^2 im März-August 1968-1977 auf 9-19 pro m^2 im März bis Juni

1987-1990. Dies bedeutet, daß für die in der vorliegenden Studie untersuchten Heringe und Sprotten aus dem Bornholm Becken das Nahrungsangebot an Dorscheiern im Vergleich zu früheren Jahren relativ gering war.

Zur Abundanz und räumlichen Verteilung der Dorscheier im Bornholm Becken liegen Vergleichsinformationen parallel zu den Magenanalysen vor. Dies gilt jedoch nicht für Sprotteier, für die zudem nur wenig Informationen aus der Literatur zur Verfügung stehen. Basierend auf Bestimmungen von Reifegraden (Elwertowski 1960), Ermittlungen von gonado-somatischen Indices und histologischen Untersuchungen (Müller et al. 1990) sowie Aufnahmen des Ichthyoplanktons (Kändler 1949) konnte eine Laichzeit der Sprotte in der zentralen Ostsee von März bis Juli festgestellt werden. Laut Elwertowski (1960) kann die Laichzeit bei außergewöhnlich geringen Temperaturen im Frühjahr aber durchaus auch bis in den August/September reichen. Die Verlängerung der Laichaktivität in den Herbst wird auch von Grimm & Herra (1984) für 1983 bestätigt. Eigene vollständig analysierte Ichthyoplanktonproben aus dem Jahr 1988 ergaben Abundanzen von 11 Eiern pro m² (März), 30 (April) und jeweils < 0.1 (August und September) im Bornholm Becken (Wieland unveröfftl.). Diese Werte deuten für 1988 auf ein Ende der Laichzeit im Juli hin. Zur Hauptlaichzeit der Sprotte im Mai/Juni (Anon. 1976, Müller et al. 1990) lagen die Abundanzen im Bornholm Becken von 1977-1980 bei 63-270 Eiern pro m² (Krenkel 1981) und im Jahr 1984 bei 1029 Eiern pro m² (Grauman & Krenkel 1986). Grauman (1975) beschrieb die mittleren, monatlichen Abundanzen im Bornholm Becken im März bis Juli 1971-1973 mit 46-780 Eiern pro m². Aus den vorliegenden Informationen deutet sich an, daß zu Beginn der Laichzeit von Dorsch und Sprott im März/April die Abundanzen der Eier beider Arten in gleicher Größenordnung liegen, während ab Mai die Abundanzen an Sprotteiern wesentlich höher sind. Selbst im Mai/Juni 1977-1980 mit einem relativ hohem Laicherbestand an Dorschen und z.T. guten hydrographischen Bedingungen für eine erfolgreiche Entwicklung der Dorscheier (Plikshs et al. 1993) und z.T. ungünstigen Bedingungen für eine erfolgreiche Entwicklung von Sprotteiern (Krenkel 1981) waren die Abundanzen an Sprotteiern im Bornholm Becken deutlich höher als die der Dorscheier (Krenkel 1981). Ausgehend von einem Anstieg der Laichpopulation an Sprotten und dem drastischen Niedergang des Dorschbestandes dürften die Abundanzen an Sprotteiern im Mai/Juni 1988-1992 ein Vielfaches der Abundanzen an Eiern des Dorsches betragen haben. Abweichend davon kann für das Jahr 1987 von relativ ungünstigen hydrographischen Verhältnissen für die Sprotteientwicklung ausgegangen werden, was neben einer Verzögerung der Laichzeit (Herra 1988a) auch zu einer erhöhten Eimortalität (Krenkel 1981) und damit geringeren Abundanzen im Nahrungsangebot für Hering und Sprott geführt haben dürfte.

Die Vertikalverteilung der Sprotteier ist uneinheitlicher als die der Dorscheier, da die Schwebfähigkeit sie befähigt, in der gesamten Wassersäule aufzutreten. Allerdings beeinflussen die Temperaturen im Zwischenwasser die Vertikalverteilung erheblich (Wieland & Zuzarte 1991). Während in den Jahren 1987-1989 die Abundanzen an Sprotteiern oberhalb von 50 m Wassertiefe sehr gering waren (Wieland & Zuzarte 1991), konnten im Mai/Juni 1990 und im Juli 1991 Sprotteier in der gesamten Wassersäule angetroffen werden (Wieland & Zuzarte 1991, Gonzalez-Balzar 1994).

Dabei wurden im Mai/Juni 1990 die höchsten Konzentrationen im Bereich von 45-60 m Tiefe und im Juli 1991 noch flacher bei 30-40 m Tiefe angetroffen. In der Literatur werden beide Szenarien bestätigt. So konnten Müller & Pommeranz (1984) im April 1983 Sprotteier lediglich in Tiefen unterhalb von 50 m Wassertiefe beobachten, während Müller (1988) Sprotteier im Juni 1973 in hohen Konzentrationen flacher als 40 m feststellte. Von anderen Autoren wird die Beschränkung des Vorkommens von Sprotteiern unterhalb von 50 m Tiefe als typische Frühjahrssituation und die Verbreitung in der gesamten Wassersäule mit höchsten Konzentrationen flacher als 50 m als Sommersituation beschrieben (Grauman 1975, Herra & Grimm 1983, Herra 1988b). Aufgrund der Ergebnisse aus den vertikal-auflösenden Plankton-Probennahmen im Juli 1987 und 1988 ist diese Generalisierung allerdings nicht haltbar. Im Gegensatz zu den Dorscheiern kann somit aus den vertikal-integrierenden Probennahmen nicht auf das Nahrungsangebot an Sprotteiern unterhalb der Halokline geschlossen werden.

Abundanzen und Horizontalverteilungen von Flunder- und Seequappeneiern wurden bisher für den März, April, Mai und August 1988 bestimmt (Wieland unveröfftl.). Während die Abundanzen an Flundereiern im März und April 1988 höher waren als die Abundanzen aller anderen Fischeier zusammen und auch noch im Mai größere Anzahlen auftraten, konnten im August 1988 keine Flundereier mehr im Plankton festgestellt werden. Dies stimmt mit den von Kändler (1949) zusammengefaßten Ergebnissen von Ichthyoplankton-Aufnahmen in den Zeiträumen 1903-1911 und 1925-1938 überein. Auch Grauman (1975) stellte im März und April 1971-1973 höhere Abundanzen an Flundereiern fest, während die Werte im Mai schon deutlich geringer waren. Diese Ergebnisse bestätigen die Einschätzung von Grimm & Herra (1984) und Anon. (1976), daß die Laichzeit der Flunder im Mai beendet wird. Die im März, April und Mai 1988 bestimmten Horizontalverteilungen zeigten ein relativ gleichmäßiges Vorkommen in dem von der 60 m Tiefenlinie begrenzten Bereich des Bornholm Beckens, was mit der festgestellten Vertikalverteilung mit maximalen Konzentrationen in 50-70 m Tiefe (Wieland unveröfftl.) gut übereinstimmt. Die Abundanzen an Eiern der Seequappe waren in allen bearbeiteten Monaten gering. Es deutete sich kein ausgeprägter Höhepunkt in der Laichsaison an. Dieses wird durch die Ergebnisse von Kändler (1949) bestätigt.

Die artmäßige Zusammensetzung identifizierter Fischeier in den Mägen von Hering und Sprott entspricht im saisonalen Gang weitgehend dem beschriebenen Nahrungsangebot. Ein besonders geringer Anteil Dorscheier in den Heringsmägen im April 1988 erklärt sich aus der Probennahme in einem Gebiet mit sehr geringen Konzentrationen an Dorscheiern im Plankton am süd-westlichen Rand des Beckens. Im Gegensatz dazu wiesen die untersuchten Sprottmägen aus dem nördlichen Untersuchungsgebiet sehr hohe Anzahlen an Dorscheiern auf. Zwar kamen Dorscheier in diesem Untersuchungsgebiet in relativ hohen Abundanzen vor, waren aber nicht häufiger als Flundereier. Da die Eier beider Arten eine ähnliche Vertikalverteilung aufweisen, deutet diese Artzusammensetzung auf eine gezielte Selektion von Eiern des Dorsches hin. Das im Mai 1991 beobachtete Verhältnis Dorsch- zu Sprotteier in den Mägen von 1:2.4 und 1:2.8 für Hering und Sprott deutet aufgrund des höher einge-

schätzten Anteils Sprotteier im Plankton entweder auf eine gezielte Selektion von Dorscheiern durch Hering und Sprott oder steht wahrscheinlicher noch mit der unterschiedlichen Vertikaleinordnung der beiden Beutearten in Zusammenhang. Auch die Beobachtung, daß im Mai/Juni 1990 in den Heringsmägen entgegen dem allgemeinen Trend ein ausgeglichenes Verhältnis von Dorsch- zu Sprotteiern auftrat, läßt sich ebenfalls mit der unterschiedlichen Vertikaleinordnung von Dorsch- und Sprotteiern erklären. Während die Sprotten durchaus im Tiefenbereich mit maximalen Abundanzen an Sprotteiern (45-60 m Tiefe) fraßen, standen die Heringe tiefer und zehrten hauptsächlich von den unterhalb von 60 m konzentrierten Dorscheiern. Der Unterschied in der Tiefeneinstellung der Räuber schlägt sich entsprechend der Unterschiede in den Verteilungen und Abundanzen an Sprott- und Dorscheiern im Fanggebiet auch in den absoluten Anzahlen aufgenommener Fischeier nieder, die in Sprottmägen annähernd um den Faktor 5 höher waren.

Eine unterschiedliche Selektion von Fischeiern verschiedener Arten, wie für den die größeren Scholleneier bevorzugenden Hering in der Nordsee von Daan (1976) und Garrod & Harding (1981) beschrieben, konnte in der vorliegenden Studie nicht eindeutig nachgewiesen werden. Zwar wurden zu 8 von 10 Probennahmeterminen höhere prozentuale Anteile an Dorscheiern in Herings- als in Sprottmägen identifiziert, aber eine mögliche Erklärung hierfür ist die unterschiedliche Vertikaleinordnung der Eier verschiedener Arten und die zumindest in den Sommermonaten nachgewiesene unterschiedliche Vertikaleinordnung von Hering und Sprott.

Der Vergleich des Anteils an Fischeiern im Gesamt-Mageninhalt mit dem entsprechenden Anteil im Nahrungsangebot ergab für den Hering keine Hinweise auf eine ausgeprägte generelle Bevorzugung von Fischeiern gegenüber anderen Beuteorganismen. Die notwendigen Eikonzentrationen im Nahrungsangebot zur Erklärung der Magen-inhalte bei neutraler Selektion lagen bei 1-12 Eiern pro m^3 . Im Vergleich zu den Abundanzen an Dorsch- und Sprotteiern unterhalb der Halokline aus den vertikal-auflösenden Plankton-Probennahmen erscheint diese Konzentration im Nahrungsangebot in der Größenordnung realistisch. Im Gegensatz zu den Befunden beim Hering lagen die berechneten notwendigen Eikonzentrationen beim Sprott in den Monaten April bis Juni in der Regel viel höher (22-91 Eier pro m^3), was im Vergleich zum tatsächlichen Angebot auf eine ausgeprägte positive Selektion von Fischeiern in dieser Zeit schließen läßt. Während sich im Juli eine neutrale Selektion von Fischeiern durch Sprotten andeutet, werden zum Ende der Laichzeit im August Eier negativ selektiert bzw. Cladoceren bevorzugt. Eine entsprechende negative Selektion von Fischeiern durch Heringe und Sprotten stellte Daan (1976) in der Deutschen Bucht fest. Im Gegensatz zur südlichen Nordsee wurden von beiden Fischarten im April 1976 keine Fischeier gefressen, obwohl sie in geringen Abundanzen im Plankton vorhanden waren. Daan (1976) schließt daraus, daß eine gewisse minimale Konzentration im Nahrungsangebot vorhanden sein muß, damit Fischeier von den beiden Räuberarten überhaupt als Nahrung beachtet werden. Übertragen auf das Bornholm Becken würde dies bedeuten, daß im August 1988 und 1991 diese minimale Konzentration an Fischeiern im Nahrungsangebot für Sprotten unterschritten wurde, während Heringe durchaus noch Eier im Magen aufwiesen. Dieser Unterschied könnte mit der

Abundanz an Fischeiern im Nahrungsangebot in der jeweiligen bevorzugten Aufenthaltstiefe aber auch mit dem Angebot anderer bevorzugter Nahrung zusammenhängen.

In der vorliegenden Studie wurden hohe Anzahlen an Fischeiern von Heringen und Sprotten ab mittleren Konzentrationen im Angebot (bezogen auf die gesamte Wassersäule: 0.4 bzw. 0.3 Eiern pro m^3) aufgenommen. Allerdings gab es auf allen Reisen auch eine größere Anzahl an Stationen, bei denen trotz höheren Angebotes die Eianzahlen in den Mägen gering waren. Während von einer relativ konstanten Vertikaleinordnung der Räuber und Beute im Untersuchungsgebiet zu einem Probennahmeterrain ausgegangen werden kann, sind horizontale Konzentrationseffekte der Fischeier (McGurk 1986) als eine Ursache dieser Variabilität in der Nahrungsaufnahme durchaus zu erwarten.

Die linkssteilen Häufigkeitsverteilungen für die Anzahl an Fischeiern in den Mägen von Hering und Sprott während eines Probennahmeterrains mit z.T. extrem hohen Einzelwerten (Maximalwerte: 510 bzw. 840 Eier pro Herings- bzw. Sprottmagen) lassen vermuten, daß sich Einzelindividuen auf die Aufnahme von Fischeiern spezialisiert hatten, diese also aktiv aus dem Plankton selektierten. Dies gilt offensichtlich auch für die Aufnahme von Fischlarven (Maximalwert: 117 Larven pro Sprottmagen). In der Literatur wird dieses Phänomen des Selektierens von Fischeiern und 0-Gruppen Individuen durch einzelne Nordsee-Heringe bereits von Hardy (1924) und Ogilvie (1934) beschrieben. So identifizierte Hardy (1924) in einzelnen Heringsmägen maximale Anzahlen von 247 Scholleneiern und 53 juvenile Sandaalen. Auch Ogilvie (1934) berichtet von hohen Anzahlen an 0-Gruppen Sandaalen in einzelnen Mägen (max. 60 Individuen pro Magen). Für die Ostsee liegen ähnliche Beobachtungen über den Wegfraß von Fischlarven und Jungfischen von Hinrichs (1985) vor.

Da die Vertikalverteilung der Fischeier jeweils von der spezifischen hydrographischen Situation abhängt, stehen Hering und Sprott in unterschiedlichen Tiefenhorizonten variierende Nahrungsangebote an Fischeiern zur Verfügung. Eine genaue Kenntnis dieser Vertikaleinordnungen und eine gezielte Probennahme von Heringen und Sprotten in einer definierten Wassertiefe sind somit Voraussetzung für einen gesicherten Vergleich von Nahrungsangebot und Mageninhalten. In der vorliegenden Untersuchung erfolgte die Probennahme von Hering und Sprott in der Regel mit einem 18-19 m hoch stauenden Schwimmschleppnetz in einem Tiefenhorizont von minimal 25 m. Die Zuordnung der Fänge zu einer bestimmten Tiefe kann daher nur grob vorgenommen werden. Eine genauere Untersuchung zur Frage der gezielten Selektion von Eiern unterschiedlicher Fischarten wird erst nach abgeschlossener Bearbeitung der Ichthyoplankton-Fänge möglich sein.

Bei entsprechenden Vergleichen ist weiterhin zu berücksichtigen, daß sich die Eisdurchmesser, zumindest von Dorsch und Sprott, im Laufe der Laichsaison verringern (Grauman 1965, Mielck & Künne 1935, Morawa 1954). Demzufolge müssen nicht nur die Artzusammensetzung des Nahrungsangebotes und der Mageninhalte, sondern auch die entsprechenden Größenzusammensetzungen der Eier bekannt sein. Eine Tendenz von abnehmenden Durchmessern von Dorscheiern im Laufe der Laichsaison konnte in den Mägen von Hering und Sprott festgestellt werden. So waren die mittleren

Durchmesser im März/April signifikant höher als im Mai/Juni. Für Sprotteier ergaben sich zwar ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen den Monaten März/April, Mai/Juni und Juli/August, aber die geringsten Eidurchmesser traten zu Beginn der Laichzeit und maximale Werte im Mai/Juni auf. Last (1989) erklärte die dominante Präsenz von Scholleneiern in den Mägen von Heringen aus der Nordsee mit ihrem, verglichen mit anderen Fischeiern, deutlich größeren Durchmesser und vermutet, daß die Untergrenze von geeigneten, nicht mobilen Nahrungsorganismen für den Hering bei ca. 1.9 mm liegt. Diese Grenze ergibt sich aus dem maximalen Durchmesser von Fischeiern anderer Arten, die kaum in den Mägen zu finden waren. Diese Hypothese steht im Einklang mit Ergebnissen von Daan (1976) und Garrod & Harding (1981) zum Wegfraß von Fischeiern durch Hering und Sprott in der Nordsee. Die in der vorliegenden Studie ermittelten Häufigkeitsverteilungen der Eidurchmesser in den Mägen zeigen relativ hohe Abundanzen für Werte bereits ab 1.2 mm. Somit können offensichtlich auch deutlich kleinere, nicht mobile Organismen als Nahrung von Hering und Sprott genutzt werden. Im Artenvergleich zeigte sich, daß die Sprotteier im April/Mai und Juli/August in den Sprottmägen durchschnittlich kleiner waren als in den Heringsmägen. Dies könnte als Anzeichen für eine Bevorzugung größerer Fischeier durch Heringe gewertet werden.

Im Gegensatz zur nicht eindeutig nachzuweisenden Größen-Selektion von Fischeiern konnte in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, daß Fischeier in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien durch beide Fischarten bevorzugt aufgenommen werden. So war der Anteil des jüngsten Entwicklungsstadiums IA an der Gesamtmenge von Dorsch- und Sprotteiern in den Mägen beider Räuberarten im Mittel um mehr als 50% geringer als in-situ. Deutlich höhere Anteile als in-situ wiesen dagegen die Eistadien IB, III und IV auf. Weniger eindeutig war das Ergebnis beim Eistadium II. Zumindest für die Sprotteier kann eine unterschiedliche Vertikaleinordnung der verschiedenen Entwicklungsstadien, wie sie von Wieland & Zuzarte (1991) beschrieben und von Gonzalez-Balzar (1994) bestätigt wurde, die Unterrepräsentation des Stadiums IA erklären. So sind die Eier dieses jüngsten Stadiums nach dem Abbläichen der Sprotten in der zweiten Nachthälfte und am frühen Morgen in der oberen Wassersäule (Herra 1988a) flacher verteilt als die älteren Stadien. Allerdings scheinen die Eier schnell in tiefere Bereiche abzusinken (Gonzalez-Balzar 1994). Weiterhin könnte die nach der Befruchtung noch geringere Festigkeit des Chorions (Pommeranz 1974) eine schnellere Verdauung des jüngsten Eistadiums im Vergleich zu älteren Eiern zulassen. Da schon in den ersten 5 Std. nach der Befruchtung die Festigkeit auf das Niveau älterer Eistadien ansteigt, dürfte dieser Effekt allerdings gering sein. Die Bedeutung der Sichtbarkeit von Ichthyoplankton als Beute von Fischen wurde bereits in Labor-experimenten nachgewiesen. Allerdings handelte es sich dabei um einen beobachteten geringeren Wegfraß von nicht bis kaum pigmentierten Ei- und frühen Larvenstadien im Vergleich zu älteren Larven (Brownell 1985, Folkvord & Hunter 1986). Ein Nachweis, daß ältere Eistadien von Heringen und Sprotten aufgrund ihrer besseren Sichtbarkeit durch Größe und Pigmentierung des Embryos positiv selektiert werden, konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit zum ersten Mal erbracht werden.

Die Abundanzen an Fischlarven im Bornholm Becken waren im Jahr 1987 deutlich geringer als in den beiden nachfolgenden Jahren (Zuzarte unveröfftl.). Sprottlarven traten von allen Fischlarven generell am häufigsten auf. Lediglich im April und Mai/Juni 1987 waren die Häufigkeiten an Sprott- und Dorschlarven sehr ähnlich und lagen deutlich unter den entsprechenden Werten an Flunderlarven. Während ab Juli 1987 kaum noch Flunderlarven im Plankton anzutreffen waren, traten ein maximaler Abundanzwert an Sprottlarven in diesem Jahr erst im August auf. Herra (1988a) erklärt dies mit der ausgeprägt negativen Temperaturanomalie im Oberflächen- und Zwischenwasser in den ersten Monaten der Laichzeit des Jahres 1987, welche zu einer Verschiebung der Haupt-Laichaktivität in die Sommermonate führte. Neben einer Verzögerung des Laichens vermutet Krenkel (1981) außerdem eine erhöhte Eisterblichkeit in diesen Jahren gegenüber Jahren mit normalen hydrographischen Verhältnissen. Die von Krenkel (1981) bestimmten mittleren Abundanzen von Sprottlarven im Bornholm Becken lagen im Mai/Juni in den Jahren 1977-1980 bei 22, < 1, 1 und 9 Larven pro m^2 , gegenüber < 1, 53 und 92 Larven pro m^2 im Mai/Juni der Jahre 1987-1989. Die überdurchschnittliche Höhe der Werte von Mai 1988 und 1989 bestätigt sich auch in einem Vergleich mit den von Grauman (1975) angegebenen mittleren Abundanzen aus dem Mai-Monaten 1971-1973 (8 Sprottlarven pro m^2). Besonders hohe Werte wurden dagegen im Mai 1982 mit 82 Larven pro m^2 beobachtet (Herra 1988b). Für Dorschlarven wurden im Bornholm Becken im Zeitraum 1987-1989 maximale Abundanzen im Mai 1988 ermittelt (3.2 und 3.0 Larven pro m^2). In den anderen Monaten des Jahres 1988 sowie in den Jahren 1987 und 1989 lagen die Abundanzen an Dorschlarven meist unter 10 bzw. maximal 20% dieses Wertes. Im Vergleich zu den von Grauman (1975) und Krenkel (1981) für den Zeitraum April-Juli 1971-1973 bzw. Mai 1977-1980 im Bornholm Becken festgestellten Abundanzen von 2-6 bzw. 1.6-21.2 Larven pro m^2 sind die Abundanzen im Untersuchungsgebiet in den Jahren 1987-1989 als gering einzustufen. Plikshs et al. (1993) erklären diese Abnahme in den Abundanzen an Dorschlarven in der zweiten Hälfte des letzten Jahrzehntes mit der sich bis 1990 verschlechternden Sauerstoffsituation im Bodenwasser des Bornholm Beckens. So verringerte sich der für das Überleben der Dorscheier geeignete Wasserkörper (siehe Kapitel 4.3.7) von 1985-1990 kontinuierlich. Flunderlarven konnten im Bornholm Becken in den Jahren 1987-1989 in größeren Anzahlen nur von April-Mai beobachtet werden (1-14 Larven pro m^2) und waren ab August nicht mehr im Plankton vertreten. Sowohl die Größenordnung der Abundanzen als auch das Verschwinden aus dem Plankton im Sommer wird von Grauman (1975) bestätigt. Andere Fischlarven waren von März-August 1987-1989 nur in geringen Abundanzen im Bornholm Becken vertreten, wobei maximale Anzahlen von mehr als 1 Larve pro m^2 in den Sommermonaten im Plankton auftraten.

Die mittlere artenmäßige Zusammensetzung der Fischlarven in den Monaten März-August 1988 und 1989 bestand aus 87% Sprott-, 2% Dorsch-, 10% Flunder- und 1% anderen Fischlarven. Unter der Voraussetzung, daß diese prozentuale Zusammensetzung auf die Jahre 1990 und 1991 mit ähnlichen hydrographischen Verhältnissen im Zwischenwasser übertragbar sind, ergeben sich mit 88 und 89% Sprott-, 10 und 2% Dorsch- sowie 2 und 8% Flunderlarven in Herings- bzw. Sprottmägen sehr

ähnliche Anteile in den Mageninhalten. Der relativ hohe Anteil an Dorschlarven in Heringsmägen erklärt sich aus einem überdurchschnittlich hohen Wert im August 1991, einem Monat mit einer relativ hohen Abundanz von 1.7 Dorschlarven pro m² im Plankton (Grønkjaer unveröfftl.). Aus dem Vergleich der artenmäßigen Zusammensetzung im Plankton und in der Nahrung ergeben sich somit keine Hinweise auf eine Bevorzugung einzelner Larvenarten.

Aus dem Vergleich der Längenspektren ließ sich bei Sprottlarven dagegen eine eindeutig bevorzugte Aufnahme kleiner Individuen (< 10 mm Länge) durch Sprotten nachweisen. Von Heringen wurden Larven aller Größen gefressen, wobei 65% aller Larven ≥ 10 mm waren, was auf eine Bevorzugung größerer Individuen hindeutet.

Das Verhältnis von Fischlarven zu Fischeiern war im Plankton in den Jahren 1987-1989 deutlich höher als in den analysierten Mageninhalten beider Fischarten aus den Jahren 1987-1991. Die hierin angezeigte Vernachlässigung von Fischlarven als Nahrung im Vergleich zu Fischeiern erklärt sich aus der unterschiedlichen Vertikaleinordnung beider Beutegruppen. Während Dorsch-, Flunder-, und Seequappeneier ausschließlich bzw. überwiegend im unteren Zwischen- und Bodenwasser anzutreffen waren, und lediglich Sprotteier zu bestimmten Terminen flacher als 50 m in hohen Konzentrationen auftraten, zeigten Sprottlarven mit wenigen Ausnahmen höchste Konzentrationen in den obersten 10 m der Wassersäule und weniger ausgeprägt zwischen 25 und 40 m (Wieland & Zuzarte 1991, Grønkjaer in Vorb., Zuzarte unveröfftl.). Nur in 2 Fällen wurden hohe Konzentrationen junger Sprottlarven unterhalb der Haloklinen angetroffen. Das vertikale Verteilungsmuster für ältere Sprottlarven wird von Grauman (1975) bestätigt. Flunder- und Seequappenlarven wiesen eine ähnliche Tiefenpräferenz wie Sprotten auf. Dorschlarven zeigten während der seit 1987 durchgeführten Vertikal-Aufnahmen maximale Konzentrationen in 20-40 m Tiefe und in zwei von drei Fällen auch in 60-75 m Wassertiefe (Wieland & Zuzarte 1991, Grønkjaer in Vorb.). Dabei handelte es sich im Juli 1991 unterhalb der Halokline überwiegend um kleinere Larven (< 5.0 mm), während in der oberen Wassersäule lediglich Larven ≥ 4.0 mm auftraten. Die insgesamt tiefere Einordnung der Dorschlarven im Vergleich zu den Sprotten wird auch von Grauman (1975) und Müller (1988) beschrieben. Eine ausgeprägte Vertikalwanderung konnte weder für Dorsch- noch für Sprottlarven festgestellt werden.

Für das Nahrungsangebot von Hering und Sprott bedeuten die beschriebenen Vertikalverteilungen, daß lediglich jüngere und frischgeschlüpfte Larven ab Mai in größeren Abundanzen in der unteren Wassersäule zur Verfügung stehen. In größerem Umfang werden diese Larven offensichtlich nur von Sprotten als Nahrung genutzt und zwar auch nur dann, wenn sie in ausreichenden Konzentrationen wie im Mai/Juni 1990 vorhanden sind (siehe Kapitel 6.3.2). Dies stimmt überein mit Befunden von Fuiman & Gamble (1988) aus Mesokosmosexperimenten, bei denen der Wegfraß von Heringslarven (≤ 10 mm) durch adulte Heringe sehr viel geringer war als durch juvenile Sprotten. Eine höhere Präferenz von Heringen zu größeren Fischlarven konnte Fuiman (1989) durch Fütterungsexperimente im Mesokosmos nachweisen.

6.4.3 Jungfische

Eine Bewertung der in den Heringsmägen gefundenen geringen Anzahlen an 0-Gruppen Individuen wird durch die Tatsache erschwert, daß alle verwendeten Fanggeräte für den quantitativen Fang von 0-Gruppen Fischen ungeeignet waren (siehe Kapitel 6.1). Ausgehend von der Tatsache, daß im Mai 1988 relativ hohe Anzahlen an 4-6 mm großen Dorschlarven im Bornholm Becken angetroffen wurden, war der Spätsommer und Früherbst 1988 ein geeigneter Termin für den Fang von 0-Gruppen Dorschen. Die mit Bongo und Multischließnetzen sowie Schwimm- und Grundschleppnetzen gefangenen sehr geringen Anzahlen sind aufgrund des Fluchtverhaltens vor den kleineren Planktonfanggeräten und der Netzselektion bei den Schleppnetzen schwer zu interpretieren. Das im August 1991 eingesetzte Isaacs Kidd Midwater Trawl ist ein für den Fang von 0-Gruppen Individuen geeigneteres Fanggerät. Aufgrund der guten Sauerstoffbedingungen in diesem Jahr konnte mit dem Auftreten von 0-Gruppen Individuen in größeren Anzahlen gerechnet werden. Allerdings war der Einsatzzeitpunkt im August vermutlich zu früh, da die Laichaktivität im Jahr 1991 erst im Juli ihren Höhepunkt erreichte. Im Jahr 1993 wurde vom Dänischen Institut für Fischerei und Meeresforschung ein Ringtrawl zum Fang von größeren Larven und kleinen Jungfischen eingesetzt. Bedingt durch die deutlich geringere Maschenweite als beim Isaacs Kidd Midwater Trawl erschien dieses Gerät für eine Horizontal-Aufnahme im August gut geeignet. Die Abundanzen an Dorschlarven waren ab Mai jedoch bereits in den Planktonfängen sehr gering (Grønkjaer pers. Mitt.). Daher ist das sehr geringe Fangergebnis für die 0-Gruppe auch in diesem Jahr nur schwer interpretierbar. Auffallend war, daß auch 0-Gruppen Sprotten kaum in den Probennahmen mit unterschiedlichen Fanggeräten auftraten, obwohl deren Abundanzen in der zentralen Ostsee viel höher als die der Dorsche sind. Lediglich im August 1988 wurden höhere Anzahlen an 0-Gruppen Sprotten dicht unter der Küste von Bornholm festgestellt.

Zusammenfassend läßt sich schließen, daß die bisher durchgeführten Untersuchungen zur Verteilung von 0-Gruppen Dorschen und Sprotten keine Klärung der Horizontal- und Vertikalverteilung im Bornholm Becken erbrachten. Eine mögliche Interpretation der Ergebnisse ist, daß ältere Larven und pelagische Jungfische aus dem Bornholm Becken herausgedriftet waren und deshalb in den Fängen kaum angetroffen wurden. Sie standen im Untersuchungsgebiet somit auch nur in sehr geringen Mengen im Nahrungsangebot zur Verfügung. Laut Bagge (1981) werden die 0-Gruppen Dorsche aus dem Bornholm Becken durch eine gegen den Uhrzeigersinn gerichtete Strömung im Oberflächenwasser in ihre Aufwuchsgebiete in flacheren Bereichen der pommerschen und schwedischen Küste verdriftet. Obwohl Kielmann (1981) demonstrierte, daß sich die Strömungssituation im Oberflächenwasser nicht allein in der generalisierend beschriebenen Weise verhält, sondern daß je nach Einstrom- und Windsituation ein oder zwei Wirbel mit entgegengesetzter Strömungsrichtung auftreten können, stimmt die Lokalisierung der Aufwuchsgebiete durch Bagge (1981) im Bereich der pommerschen Küste mit Ergebnissen von Kändler (1944) überein. Am südlichen Rand des Bornholm Beckens gefangene 0-Gruppen Individuen wiesen im Mittel geringere Längen als die an der pommerschen Küste auf, was für eine Verdriftung aus dem Born-

holm Becken oder dem Arkona Becken in die flacheren Küstengewässer spricht. Wie die erste Analyse der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Heringen zeigte, ist die Präsenz an 0-Gruppen Individuen in Heringsmägen auch in anderen Seegebieten der Ostsee gering. Da die Mageninhaltsdaten aus weiten Bereichen der zentralen Ostsee stammen und auch unterschiedliche Jahreszeiten und verschiedene Jahre mit unterschiedlichen Abundanzen an juvenilen Dorschen und Sprotten abdecken, kann davon ausgegangen werden, daß 0-Gruppen dieser beiden Arten als Nahrung des Herings nur von geringer Bedeutung sind. Zu erklären ist dies möglicherweise durch ein ausreichend hohes Nahrungsangebot an Mesozooplankton im Sommer bis Fühherbst und an *Mysis mixta* im Herbst. Im Winter, bei reduziertem Nahrungsangebot im Meso- und Makrozooplankton, dürften die 0-Gruppen Fische aus dem für Heringe geeigneten Größenbereich der Nahrung herausgewachsen sein. Die festgestellte maximale Länge von Fischen in der Nahrung von Heringen betrug in der vorliegenden Untersuchung 41 mm, während in der Literatur von max. Beutegrößen von 100 mm berichtet wird (Hardy 1924). Allerdings sind Beutegrößen von 50 mm und größer, unabhängig von der Körpergröße der Heringe, sehr selten (Daan 1976, Lohmeyer & Hempel 1977, Ogilvie 1934). Eine weitere mögliche Erklärung ist eine unterschiedliche vertikale Einordnung von Räuber und Beute entsprechend des für Larven beschriebenen Schemas.

6.4.4 Größenabhängigkeit

Die mittlere Nahrungszusammensetzung von Heringen in Abhängigkeit von ihrer Größe zeigte, daß sich bei Heringen mit zunehmender Länge der Anteil Cladoceren reduzierte, während sich gleichzeitig der mittlere Anteil an Makrozooplankton und Pisces erhöhte. Diese Tendenz eines zunehmenden Anteils an Makrozooplankton und Pisces an der Nahrung des Ostseeherings mit zunehmender Räuberlänge wird von Flinkman et al. (1991), Hinrichs (1985), Lohmeyer & Hempel (1977), Ostrowski (1993), Raid & Lankov (1993), Sparholt et al. (1993) und Szypula (1985) bestätigt. Auch bei Sprotten bestand generell die Tendenz eines steigenden Gewichtsanteils an Cladoceren und Pisces mit zunehmender Räuberlänge, was zumindest für Cladoceren auch von van Khanh et al. (1972) und Hinrichs (1985) beobachtet wurde.

Der Anteil Fischeier am Gesamt-Mageninhalt war bei kleinen Heringen (< 14 cm) sehr viel höher als bei größeren Individuen. Dies weist auf eine abnehmende Bedeutung als Nahrungsanteil mit zunehmender Größe der Heringe hin, obgleich die absoluten Anzahlen an Eiern je Magen bei Fischen mit einer Größe von 22-30 cm am höchsten waren. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß Jungheringe in ausreichenden Anzahlen nur im März 1988 und April 1991 gefangen werden konnten, und somit mögliche saisonale Effekte nicht auszuschließen sind. In der Literatur liegen zu der Größenabhängigkeit der Aufnahme von Fischeiern durch Heringe widersprüchliche Ergebnisse vor. Hinrichs (1985) beobachtete höhere Anzahlen an Fischeiern in den Mägen größerer Heringe, während Last (1989) in der Nordsee maximale Anzahlen an Eiern in Mägen von kleineren Individuen feststellte. Fischlarven traten mit maximalen

Anzahlen und auch maximalen Anteilen am Gesamt-Mageninhalt in den Mägen von mittelgroßen Heringen (18-28 cm) auf. In den Mägen kleinerer Individuen konnten keine Larven identifiziert werden, was den Ergebnissen von Hinrichs (1985) entspricht. Beim Sprott zeigen die Befunde abweichend von der Situation beim Hering mit Zunahme der Körpergröße eine generell zunehmende Bedeutung des Ichthyoplanktons in der Nahrung an. Zusammenfassend läßt sich schließen, daß Fischeier für kleinere Heringe und Sprotten eine geeignetere Nahrung sind als für große Heringe. Warum Fischlarven von Sprotten, aber nicht von gleichgroßen Heringen gefressen werden, ist aus dem vorliegenden Datensatz nicht zu erklären.

Klein-Fische wurden von den untersuchten Heringen im Bornholm Becken ab einer Länge von 18 cm und dann in zunehmenden Anzahlen aufgenommen. Dies entspricht den Befunden von Ostrowski & Mackiewicz (1992) und Raid & Lankov (1993). Der Gewichtsanteil von Klein-Fischen an der Nahrung nimmt mit der Größe der Heringe zu, wie auch durch die Untersuchungen von Lohmeyer & Hempel (1977) bestätigt wird. Offensichtlich sind kleinere Heringe (< 16 cm) ebensowenig wie Sprotten in der Lage, Klein-Fische als Nahrung zu nutzen. Für Sprotten wird dies durch Ergebnisse aus der Nordsee von Garrod & Harding (1981) bestätigt, während Daan (1976) und Last (1989) in den Mägen kleinerer Heringe aus der Nordsee durchaus geringe Anzahlen an 0-Gruppen Clupeiden beobachteten.

6.5 Täglicher Rhythmus in der Nahrungsaufnahme

Die Ergebnisse der 24-Std. Fischereien zeigten eindeutig einen diurnalen Rhythmus in der Nahrungsaufnahme von Hering und Sprott mit einer an das Tageslicht gekoppelten Freßperiode. Die Einstellung der Nahrungsaufnahme nach Sonnenuntergang vor oder während der Vertikalwanderung in die obere Wassersäule und ein Beginn der Freßaktivität während oder nach erfolgter Rückwanderung zum Sonnenaufgang wird von Lankov (1986) für juvenile Heringe im Golf von Finnland im Herbst der Jahre 1981 und 1982 bestätigt. Der mittlere Magenfüllungsindex zeigte eine klare Abnahme vom späten Abend bis zum frühen Morgen, gefolgt von einem anschließenden Anstieg während des Tages. Eine Zunahme der Freßbeteiligung von adulten Heringen vom frühen Morgen bis späten Nachmittag beobachteten auch Lohmeyer & Hempel (1977) und Popiel (1951) in der Eckernförder Bucht im Januar/Februar 1976 bzw. in der Danziger Bucht im August 1949. Daan et al. (1985) und Hopkins (1988) weisen ebenfalls auf eine an das Tageslicht gekoppelte Freßaktivität von Heringen in der Nordsee in den Monaten Februar bis April. Als Ergebnis einer gezielten Analyse des diurnalen Rhythmus in der Nahrungsaufnahme von Nordsee-Heringen im Oktober stellte Mužinić (1931) fest, daß maximale Mageninhalte am späten Nachmittag bis zum frühen Abend und mit Beginn der Morgendämmerung auftraten. Im Gegensatz zu Jespersen (1928), der eine Einstellung der Nahrungsaufnahme durch juvenile Heringe in der Nacht beschreibt, geht Mužinić (1931) allerdings davon aus, daß Heringe mit variierender Intensität den gesamten Tag Nahrung aufnehmen. Neben den von Lankov (1986) durchgeführten Dauerstationen, wurden in der Ostsee bisher nur

von Hinrichs (1986) Magenproben von adulten Heringen während einer 24-Std. Fischerei im Juni 1983 analysiert. Die Ergebnisse widersprechen dem in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Rhythmus der Nahrungsaufnahme, ebenso der von anderen Autoren beschriebenen Zunahme im Mageninhalt während des Tages. Hinrichs (1986) beobachtete höchste mittlere Mageninhalte in der ersten Nachthälfte und fluktuierende Mageninhalte ohne eindeutigen Trend zu anderen Tageszeiten. Während der Anteil an *Pseudocalanus elongatus* nach Sonnenuntergang abnahm, erfolgte eine Zunahme des Anteils anderer Copepodenarten (*Acartia* spp. und *Temora longicornis*) und Cladoceren während der Nacht (Hinrichs 1986). Ein begrenzter Wegfraß von Cladoceren in der ersten Nachthälfte konnte auch in der vorliegenden Arbeit im Verlauf der 24-Std. Fischereien im Juli 1991 beobachtet werden. Allerdings waren die Nahrungsaufnahmen an Copepoden im Juli 1991 während des Tages deutlich intensiver und der Abfall im Mageninhalt in der zweiten Nachthälfte deutlich ausgeprägter als von Hinrichs (1986) beschrieben. Eine mögliche Erklärung für die fortgesetzte nächtliche Nahrungsaufnahme im Juni 1983 könnte der sehr geringe Mageninhalt während des Tages sein (< 0.15 g). Die Heringe waren offensichtlich nicht in der Lage, ihre benötigte Tagesration zwischen Sonnenauf- und -untergang aufzunehmen, und fraßen deshalb auch nachts weiter.

Laut Blaxter & Holliday (1958) ist eine gezielte Nahrungsaufnahme durch Heringe bei günstigen Lichtverhältnissen während der Nacht möglich. Dabei wird die notwendige Lichtintensität in unseren Breiten jedoch nur im Juni/Juli erreicht (Blaxter & Parrish 1965). Neben dem gezielten Schnappen nach Beutetieren findet bei hohen Konzentrationen an geeigneten Nahrungsorganismen auch ein Filtrationsfressen statt (Gibson & Ezzi 1985). Dies erfolgte bei einem geeigneten Nahrungsangebot unabhängig von der Lichtintensität auch nachts (Batty et al. 1986). Aus einem von Hinrichs (1986) durchgeführten Vergleich des Nahrungsangebotes an Mesozooplankton zu Mitternacht und zur Morgendämmerung mit den Mageninhalten von Heringen kann geschlossen werden, daß auch nachts gezielt größere Organismen aufgenommen wurden. Wie aus den hohen Anteilen an Cladoceren ersichtlich, waren auch im Juli 1991 die Lichtverhältnisse mit geringer Bewölkung und Mondschein ausreichend für eine gezielte nächtliche Nahrungsaufnahme. Flinkman et al. (1992) berichteten gleichfalls von einem nächtlichen Freßverhalten der Heringe im Sommer in der nördlichen zentralen Ostsee, der Bottensee und der Bottenwiek. Sie gehen sogar davon aus, daß erst mit Beginn der Abenddämmerung die Hauptfreßphase einsetzt, was jedoch den eigenen Beobachtungen und denen anderer Autoren (Lankov 1986, Lohmeyer & Hempel 1977, Popiel 1951) widerspricht.

Die im Monat Juli festgestellte Fortsetzung der Nahrungsaufnahme in den Nachtstunden, also außerhalb der angenommenen Freßperiode von Sonnenauf- bis Sonnenuntergang, führt zu einer Unterschätzung der Tagesration in Gewichtseinheiten. Fischeier werden in der Nacht kaum konsumiert, da sie im Nahrungsangebot der oberen Wassersäule weitgehend fehlen. Daher kann davon ausgegangen werden, daß die mittels Methode 2 geschätzte Tagesration an Fischeiern (siehe Kapitel 4.3.3.1) von der Unterschätzung der täglichen Gesamtration in Gewichtseinheiten ebenso unbeeinflusst bleibt, wie die mittels Methode 1 bestimmten Anzahlen täglich konsumierter Eier.

Trotz fortgesetzter nächtlicher Nahrungsaufnahme in der oberen Wassersäule im Juli und der dort in höheren Abundanzen vorkommenden Fischlarven wurde ein gezielter Wegfraß an Larven durch Hering und Sprott nicht festgestellt.

Von Hinrichs (1986) wurden im Rahmen einer 24-Std. Fischerei im Juni 1983 auch Sprotten einer Mageninhaltsanalyse unterzogen. Höchste Mageninhalte wurden am frühen Morgen und in geringerem Umfang nachmittags und abends identifiziert. Der Anteil leerer Mägen war dagegen in der zweiten Nachthälfte und am frühen Vormittag am höchsten. Insgesamt war die Variabilität des mittleren Mageninhaltes von Probenahme zu Probennahme hoch. Dies ergibt sich vermutlich aus den geringen Stichprobenumfängen. Entsprechend den Ergebnissen aus der vorliegenden Studie beobachtete auch Hinrichs (1986) größere Gewichtsanteile an Cladoceren in den frühen Morgen- und Vormittagsstunden und am Abend. Während des Tages dominierten dagegen eindeutig Copepoden. Von Shvetsov & Starodub (1986) wurden eine Reihe von 24-Std. Fischereien auf Sprott in den Subdiv. 26 und 28 im Juli 1978-1981 und September 1979 und 1982 durchgeführt. Die ermittelten Füllungsindices zeigten hierbei minimale Werte in der zweiten Nachthälfte. Bis zum Nachmittag bzw. Abend stieg der Füllungsgrad an, um spätestens ab Mitternacht wieder zu sinken. Der Anteil an leeren Mägen war in der zweiten Nachthälfte und am frühen Vormittag am höchsten. Starodub et al. (1992) präsentieren entsprechende relative Mageninhalte und Anteile leerer Mägen, gemittelt über alle vom Lettischen Institut für Fischereiforschung in den Sommermonaten durchgeführten 24-Std. Fischereien. Der mittlere Mageninhalt des Sprott, eingeteilt in 4 Std. Zeitintervalle, wies dabei einen kontinuierlichen Anstieg von 6-22.00 Uhr auf und fiel anschließend bis zum frühen Morgen wieder ab. Der Anteil an Mägen ohne Nahrung verhielt sich umgekehrt proportional zum Mageninhalt. Diese Ergebnisse bestätigen den für Sprotten in der vorliegenden Studie identifizierten Rhythmus in der Nahrungsaufnahme mit einer an das Tageslicht gekoppelten Freßperiode.

Die Festsetzung der Freßperiode auf die Zeit zwischen Sonnenauf- und -untergang unterschätzt die Dauer dieser Periode möglicherweise leicht, da auch während der Dämmerung durchaus noch eine Nahrungsaufnahme beobachtet werden konnte. Die Berechnung von mittleren Mageninhalten zu Beginn der Freßperiode relativ zum Tagesmittel über alle durchgeführten 24-Std. Fischereien gleicht zwar zufällige Effekte in einzelnen 24-Std. Fischereien aus; überschätzt jedoch das Gesamt-Mittel für Monate mit langer Nachtdauer und entsprechend geringen Nahrungsresten am Morgen und unterschätzt den Mageninhalt für Termine mit wenigen Stunden Dunkelheit und entsprechenden größeren Mengen restlicher Nahrung am Morgen. Dieses wird zumindest beim Hering in den Sommermonaten auch nicht durch die höhere Temperatur in der oberen Wassersäule, d.h. einer schnelleren Verdauung während der Nacht, kompensiert. Bei Sonnenaufgang waren die mittleren Mageninhalte im Juli 1991 höher als in allen anderen Monaten. Da bei der verwendeten Methode zur Berechnung der Freßraten nach Pennington (1985) die Differenz zwischen Mageninhalt zu Ende und zu Beginn der Freßperiode gebildet wird, verstärkt sich diese Unterschätzung in den Sommermonaten durch eine Überschätzung des mittleren Mageninhaltes in Gewichtseinheiten am Ende der Freßperiode, wenn auch nach Sonnenuntergang noch Nahrung

aufgenommen wird. Eine Überschätzung für Fischeier durch eine Nahrungsaufnahme nach Sonnenuntergang kann ausgeschlossen werden, da kaum Fischeier im Nahrungsangebot der oberen Wassersäule als abendlicher Freßzone vorkommen.

Ausgehend von einer Unterschätzung des Mageninhaltes in Gewichtseinheiten zu Beginn der Freßperiode von ca. 20% und einer Überschätzung am Ende der Freßperiode um 30% (siehe Abb. 67 und 68), wird die tägliche Nahrungsration in Gewichtseinheiten im Juli um 34% des entsprechenden mittleren Mageninhaltes zu hoch geschätzt. Insgesamt entspricht dies einer Überschätzung der Tagesration an Fischeiern nach Methode 2 um 5-8%. Bei einer analogen Unterschätzung der mittleren Anzahlen an Fischeiern zu Beginn der Freßperiode im Juli um 20% wird die Tagesration an Fischeiern nach Methode 1 um 20% des entsprechenden mittleren Mageninhaltes, also maximal um 3%, zu hoch geschätzt. Die Überschätzung des mittleren Mageninhaltes an Fischeiern zu Beginn der Freßperiode in anderen Monaten kann maximal 20% betragen, was eine maximale Unterschätzung von 5% bedeuten würde.

Voraussetzung zur Durchführung von Simulationsrechnungen zur Eignung der verwendeten Modelle der Magenentleerung und ihrer Sensitivität sind Kenntnisse über die zeitliche Entwicklung der mittleren Freßraten im Verlauf einer Freßperiode. Eine Beschreibung der Intensität der Nahrungsaufnahme während der 24-Std. Fischereien erfolgte über die Änderungsraten des mittleren Mageninhaltes (g/Std.) in Relation zum maximalen mittleren Mageninhalt im Verlauf der jeweiligen Freßperiode. Diese Änderungsrate ist neben der Freßrate auch von der Verdauungsrate abhängig, die wiederum an die Menge des Mageninhaltes gekoppelt ist. Deshalb können gesicherte Aussagen nur für die ersten Stunden der Freßperiode gemacht werden, da hier der Mageninhalt noch weitgehend unabhängig von der Entleerung ist. Bei der durchgeführten Analyse konnte nachgewiesen werden, daß zu Beginn der Freßperiode die Intensität der Nahrungsaufnahme niedrig ist und erst im Verlauf der ersten Stunden nach Sonnenaufgang ansteigt. Diese im Mittel geringe Intensität der Nahrungsaufnahme zu Beginn der Freßperiode erklärt sich zumindest z.T. aus einem individuell bzw. von Schwarm zu Schwarm unterschiedlichen Start der Nahrungsaufnahme. Aus der sukzessiven Abnahme der Anteile an leeren Mägen war dies in einigen 24-Std. Fischereien gut zu beobachten. Der uneinheitliche Start der Nahrungsaufnahme kann allerdings kaum die deutliche Zunahme zwischen den Zeitintervallen von 2-4 auf 4-6 Stunden erklären. Dies läßt den Schluß zu, daß die Intensität der Nahrungsaufnahme bei einzelnen Individuen in den ersten Stunden der Freßperiode zunimmt. Die festgestellte hohe Variabilität der relativen Änderungsraten in den letzten Stunden der Freßperiode deutet auf ein uneinheitliches Freßverhalten während unterschiedlicher 24-Std. Fischereien, d.h. einer variablen Entwicklung der Intensität der Nahrungsaufnahme in der zweiten Hälfte der Freßperiode.

6.6 Tägliche Nahrungsration

Die Bestimmung von Magenentleerungsraten und mittleren Verdauungszeiten erfolgte über die Abnahme des Mageninhaltes in 24-Std. Fischereien (nach Beendigung der Nahrungsaufnahme) und in Hälterungsexperimenten. Bei den 24-Std. Fischereien

wurden nur Intervalle in die Schätzung einbezogen, die eine Abnahme im mittleren Mageninhalt und keine Mägen mit überwiegend frisch aufgenommenen Nahrungskomponenten aufwiesen. Der Beginn des ersten Intervalls entsprach dem letzten Hol vor oder dem ersten Hol nach Sonnenuntergang, in Abhängigkeit von den genannten Kriterien. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß selbst bei einer Abnahme des mittleren Mageninhaltes und einem Fehlen überwiegend frisch aufgenommener Nahrung in einer der taxonomischen Großgruppen eine begrenzte Nahrungsaufnahme auch innerhalb des ersten Intervalls stattfand. Im Zweifelsfall (Juli 1991) wurden die ersten Intervalle daher nicht berücksichtigt. Ein ähnliches Problem mit einem Beginn der Nahrungsaufnahme zum letzten Hol vor Sonnenaufgang existiert nicht, da hier frisch aufgenommenen Nahrungspartikel leicht zu identifizieren waren.

Bei den Hälterungsexperimenten ist zwar eine fortgesetzte Nahrungsaufnahme auszuschließen, aber die Magenentleerung und Verdauung wird von dem Fang- und Hälterungsstress beeinflusst. So konnte generell keine oder nur eine sehr geringe Entleerung im ersten Zeitintervall beobachtet werden. Auch Lockwood (1980) berichtet von einer Verzögerung der Verdauung bei juvenilen Schollen in Hälterungsexperimenten und erklärt dies mit der Streßsituation beim Fang und Besatz der Becken. Hinweise auf eine Verzögerung der Verdauung als Reaktion auf Stress gibt auch Windell (1966). Er berichtet, daß *Lepomis macrochirus* in den ersten Stunden nach einer Zwangsernährung eine Verzögerung in der Verdauung aufwiesen. Um den auftretenden Fehler so gering wie möglich zu halten, wurde in der vorliegenden Arbeit das erste Intervall nicht mit berücksichtigt. Hälterungsexperimente an Hering und Sprott zur Bestimmung von mittleren Verdauungszeiten wurden bereits von Zalachowski et al. (1976) durchgeführt. Die Methodik wird von Szypula & Zalachowski (1984) beschrieben. Obwohl in ihren Daten zumindest z.T. eine Verzögerung in der Entleerung zu beobachten ist, wurden von ihnen alle Datenpaare zur Schätzung von Verdauungszeiten in Abhängigkeit von der Temperatur herangezogen. In der vorliegenden Arbeit wurde, im Gegensatz zum Vorgehen von Szypula & Zalachowski (1984), nicht der Mittelwert des Mageninhaltes, sondern der Median zur Abschätzung von Entleerungsraten in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern verwendet. Der Median wurde dem Mittelwert vorgezogen, da der zunehmende Anteil an Nullwerten im Laufe der 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente das arithmetische Mittel des Mageninhaltes durch Abflachung der Entleerungsrate beeinflusst (Olson & Mullen 1986). Mediane bleiben von diesem Effekt unbeeinflusst, solange sie größer Null sind (Temming & Köster 1990). Weiterhin ist die Sensitivität des Medians auf Ausreißer in den Mageninhalten deutlich geringer als beim arithmetischen Mittelwert. Aufgrund der häufig linkssteilen Verteilungen von Mageninhalten in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern (positive Schiefe) lagen die arithmetischen Mittelwerte in der Regel über den Medianen. Da Schiefe und Exzess, also die Abweichung von der Normalverteilung, in der Mehrzahl der 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente im Laufe des Verdauungsprozesses zunahmen, ergaben sich auch zunehmende Differenzen zwischen arithmetischen Mittelwerten und Medianen. Die Abhängigkeit der Magenentleerung von der jeweiligen Magenfüllung ist bei der Verwendung von Medianen somit geringer als bei arithmetischen Mitteln und der Exponent B des allgemeinen Modelles

der Magenentleerung (Tyler 1970, Jones 1974) wird entsprechend niedriger geschätzt. Für die mittleren Verdauungszeiten ergibt sich ebenfalls eine Verringerung im Vergleich zu den arithmetischen Mitteln.

Im Gegensatz zum Mageninhalt in Gewichtseinheiten und Anzahlen an Fischeiern konnte der Median für Fischlarven und Klein-Fische nicht verwendet werden, da aufgrund der geringen Anzahlen in den Mägen der Median die Abnahme im Mageninhalt nicht ausreichend auflöst.

In der Regel wurden Hälterungsexperimente nur im Zeitraum April bis Mai/Juni und im Oktober durchgeführt. Die Wassertemperaturen in den Becken sollten den Temperaturen im unteren Zwischen- und Bodenwasser, als Aufenthaltsort der Heringe und Sprotten während des Tages, entsprechen. Die mittlere Hälterungstemperatur für den Hering lag jedoch bei 8.9°C bzw. 10.3°C für Gesamt-Mageninhalte bzw. Fischeier. Diese im Mittel höheren Temperaturen in den Experimenten im Vergleich zum Zwischen- und Bodenwasser dürften zu einer gewissen Überschätzung der Entleerungsraten und Verdauungszeiten und somit auch der Tagesrationen geführt haben. Beim Sprott lagen die Temperaturen in den Experimenten dagegen bei 6.7°C , was den Umgebungstemperaturen während der Freßperiode nahe kommt. Eine nennenswerte Überschätzung der Tagesrationen kann hier somit ausgeschlossen werden.

Die Größenabhängigkeit der Magenentleerungsrate wurde berücksichtigt, indem nur Heringe und Sprotten mittlerer Längen in die Analyse einbezogen wurden.

6.6.1 Gesamt-Nahrung

Für die Magenentleerung auf Basis der Gesamt-Nahrung in Gewichtseinheiten ergaben sich bei Hering und Sprott sehr ähnliche Werte im Exponenten B des verwendeten Differentialansatzes (1.17 bzw. 1.19). Die Form der Entleerungskurve mit einem Exponenten > 1 entspricht den Angaben von Jobling (1986) für Fischarten, die sich von kleinen Nahrungspartikeln ernähren. Hauptnahrung von Heringen waren in allen 24-Std. Fischereien und Experimenten Copepoden. Einen deutlichen Anteil an der nicht durch das lineare Regressionsmodell erklärten Varianz (37%) hatten späte Intervalle aus drei Hälterungsexperimenten, die bei niedrigen Mageninhalten sehr geringe Entleerungsraten aufwiesen. Dieser Trend zu einer langsamen Magenentleerung bei geringen Mageninhalten in den Hälterungsexperimenten im Vergleich zu den 24-Std. Fischereien bestätigte sich jedoch in den anderen Experimenten nicht.

Während einer 24-Std. Fischerei und zu zwei Experimenten aus dem April 1992 hatten Sprotten neben Copepoden überwiegend Fischeier gefressen. Außer bei einem einzelnen hohen Wert für die Entleerungsrate bei sehr geringen Mageninhalten während der 24-Std. Fischerei, konnten anhand der Residuen keine ungewöhnlichen Abweichungen festgestellt werden. Zwischen Gewicht des Räubers und dem Achsenabschnitt der linearen Regression ist nach Ursin et al. (1985) eine inverse Abhängigkeit zu erwarten. Entsprechend ergab sich für den Sprott eine höhere Konstante R (0.46) als für den Hering (0.24).

Auf Basis der ermittelten Parameter-Werte für das Entleerungsmodell wurden Tagesrationen (in Naßgewicht) pro Hering von minimal 0.4% des mittleren Körpergewichtes

im März und maximal 4.0% des Körpergewichtes im Juli geschätzt. Zalachowski et al. (1976) schätzten aus Hälterungsexperimenten über den Ansatz von Bajkov (1935) mittlere Tagesrationen von 0.1-0.5, 1.1-1.7 und 1.1-2.2% des Körpergewichtes im 1. bis 3. Quartal für adulte Heringe (20-25 cm) bzw. alle Altersklassen (5.5-35 cm). Diese Schätzungen liegen durchaus in der gleichen Größenordnung wie in der vorliegenden Studie, basieren jedoch auf anderen Methoden zur Bestimmung der Tagesration. So gehen Zalachowski et al. (1976) und Szypula (1984) von einer linearen Magenentleerung aus, was bei einer exponentiellen Entleerung zu einer Unterschätzung der Tagesration bis zum Faktor 4 führt (Elliot & Persson 1978). Die getroffene Annahme einer Freßperiode von 24 Stunden überschätzt andererseits die Tagesration im Mittel um den Faktor 2.5 im 1. Quartal und um 1.5 im 2. und 3. Quartal, was offensichtlich die Unterschätzung durch die lineare Entleerung zumindest z.T. kompensiert. Aufgrund dieser methodischen Unsicherheiten eignen sich die von Zalachowski et al. (1976) und Szypula (1984) ermittelten Tagesrationen kaum zur Einordnung der in der vorliegenden Studie bestimmten Werte.

Lohmeyer & Hempel (1977) schätzten die Tagesration (in Naßgewicht) von Heringen (12-28 cm) aus der Eckernförder Bucht auf 1.6-3.2% des Körpergewichtes. Aneer (1980) bestimmte die Tagesration von Heringen (Altersklassen 1-9) aus unterschiedlichen Gebieten der Ostsee mit im Jahresmittel 1.2-1.9% des Körpergewichtes. Die Bestimmung der Ration erfolgte über ein Energie-Budget, wobei eine modifizierte Gleichung von Winberg (1956) Verwendung fand. Rudstam (1988) ermittelte Tagesrationen von Ostsee-Heringen über ein von Stewart & Binkowski (1986) für *Alosa pseudoharengus* adaptiertes bioenergetisches Modell von Kitchell et al. (1977). Die Tagesrationen für Heringe der Altersklassen 2-8 lagen bei 1.2-1.6, 3.5-4.9 und 4.9-6.0% Körpergewicht im 1. bis 3. Quartal. Rudstam (1988) erklärt die im Mittel höheren Tagesrationen im Vergleich zu den Werten von Aneer (1980) mit Unterschieden in der Zusammensetzung der Nahrung, in den mittleren Umgebungstemperaturen und im verwendeten Modell. Ebenfalls über ein Energie-Budget wurden Tagesrationen von Heringen der Altersklassen 2-7 in der Ostsee von Chekunova (1979) ermittelt. Im Mittel lagen die Tagesrationen im Jahresgang bei 2.6-2.8% des Individualgewichtes, was die mittleren jährlichen Werte von Rudstam (1988) von 2.7-3.4% bestätigt.

Die von den unterschiedlichen Autoren bestimmte mittlere jährliche Tagesration von mittelgroßen Heringen lag zwischen 1.5 und 3.4% des Körpergewichtes. Es konnte ein eindeutiger Jahresgang mit niedrigsten Rationen im 1. Quartal festgestellt werden. Die in der vorliegenden Untersuchung für den März 1988 ermittelte Tagesration von 0.4% des Körpergewichtes ist, verglichen mit den Schätzungen anderer Autoren von 0.5-3.2% des Individualgewichtes, relativ gering. Im 2. und 3. Quartal lagen die Abschätzungen in der vorliegenden Arbeit im Mittel bei 2.2 und 2.7% des Körpergewichtes, was im unteren Bereich der von anderen Autoren geschätzten Tagesrationen von 1.7-4.9% und 2.2-6.0% liegt.

Für den Sprott wurden im März minimale Tagesrationen von 0.8% des Körpergewichtes und im Juli 1991 maximale Werte von 6.0% des Körpergewichtes ermittelt. Zalachowski et al. (1976) und Szypula (1985) bestimmten Tagesrationen von adulten

Sprotten im 1.-3. Quartal mit 0.1-0.3, 0.4-0.8 bzw. 2.5-4.2% des Körpergewichtes. Mit Ausnahme des 3. Quartals waren die Abschätzungen somit deutlich geringer als die eigenen Schätzungen. Dies ist vermutlich eine Konsequenz der gewählten Methode zur Berechnung der Tagesrationen. Lankov (1988) ermittelte Tagesrationen von Sprotten (Altersklasse 1+) in der nördlichen Ostsee über ein Energie-Budget nach Winberg (1956). Er schätzte die mittlere jährliche Tagesration auf 3.4-3.5% des Körpergewichtes. Diese Werte sind höher als die von Zalachowski et al. (1976) und Szypula (1985) im Jahresmittel bestimmten Werte und liegen in der Größenordnung der Ergebnisse aus der vorliegenden Studie.

6.6.2 Fischeier

Die Bestimmung von Tagesrationen an Fischeiern erfolgte durch:

- Methode 1** Schätzung der Parameter des allgemeinen Modelles der Magenentleerung für Fischeier in Anzahlen und Berechnung der Tagesration nach Pennington (1985)
- Methode 2** Schätzung der Parameter des allgemeinen Modelles der Magenentleerung für den gesamten Mageninhalt, Berechnung der Tagesration in Gewichtseinheiten nach Pennington (1985) und Annahme einer identischen Entleerung von Fischeiern und anderer Nahrung
- Methode 3** Annahme und Bestimmung einer konstanten Verdauungszeit von Fischeiern und Berechnung der Tagesration aus dem mittleren Mageninhalt an Fischeiern in Anzahlen und dem Verhältnis von Dauer der Freßperiode und Verdauungszeit (modifiziertes Modell von Bajkov 1935)

Die beiden ersten Methoden gehen von einer Abhängigkeit der Entleerung vom aktuellen Mageninhalt aus. Bei **Methode 1** ist die Entleerung allein abhängig von der jeweiligen Anzahl an Fischeiern im Magen und negiert somit eine Abhängigkeit von der Menge und Verdaubarkeit anderer vorhandener Nahrungsorganismen. Im Gegensatz dazu setzt **Methode 2** voraus, daß die Entleerung an Fischeiern der des mittleren Gesamt-Mageninhaltes folgt, also im wesentlichen von der Verdauung der Hauptnahrungstaxa abhängig ist. Bei **Methode 3** ist die Verdauungszeit unabhängig von der Menge bzw. Zusammensetzung der Nahrung im Magen. Alle drei Methoden gehen davon aus, daß die Entleerungsraten bzw. Verdauungszeiten von Eiern unterschiedlicher Fischarten nicht signifikant verschieden sind.

Die Ergebnisse der Regressionsanalysen zur Beschreibung der zeitlichen Abnahme der Anzahlen an Fischeiern nach Einstellung der Freßaktivität demonstrieren deutlich, daß die Annahme einer konstanten Verdauungszeit die beobachteten hohen Abnahmeraten zu Beginn der Verdauungsperioden nicht erklären kann. Die Simulationsrechnungen bestätigten, daß unter Annahme von konstanten und während der Freßperiode zunehmenden Freßraten eine konstante Verdauungszeit ungeeignet ist, den beobachteten zeitlichen Verlauf des Mageninhaltes zu beschreiben. Weiterhin zeigten die Simulationen, daß die Annahme einer konstanten Verdauungszeit die Tagesration substantiell

unterschätzt, was die Ergebnisse von Elliot & Perrson (1978) bestätigt. Besonders sensitiv reagiert die verwendete vereinfachte Version (entspricht der Funktion von Bajkov (1935) mit adjustierter Dauer der Freßperiode) bei mittleren Verdauungszeiten, die deutlich länger sind als die Intervalle der Probennahmen (2-3 Std.). Dieses ist im Gegensatz zu Fischlarven bei Eiern sowohl in Herings- als auch in Sprottmägen mit 7.04 Std. bzw. 4.55 Std. der Fall. Auch die zeitliche Entwicklung der Intensität in der Nahrungsaufnahme bestimmt den Umfang der Unterschätzung der Tagesration. Insgesamt erscheint die **Methode 3** aus diesen Gründen für eine zuverlässige Abschätzung der Tagesration an Fischeiern am wenigsten geeignet.

Die bestimmten mittleren Verdauungszeiten von Fischeiern sind geringer als in der Literatur beschrieben. So wurden von Hunter & Kimbrell (1980) noch nach 8 Std. Verdauungszeit Fragmente von Eiern in Mägen von *Engraulis mordax* (10-13 cm) bei 15°C identifiziert. Nach knapp 7 Std. waren im Mittel noch 5% der gefütterten Eier vorhanden. Daan et al. (1985) schätzten die Verdauungszeit von Fischeiern in Heringsmägen bei 5-7°C auf ca. 12 Stunden, was deutlich länger ist als die ermittelten 7 Std. für den Hering der Ostsee. Eine mögliche Erklärung ist die für pelagische Fischeier in der Ostsee beschriebene Reduzierung der Choriondicke (Lønning & Solemdal 1972). Die Exponenten B der allgemeinen Entleerungsfunktion lagen für Fischeier in Anzahlen bei 0.85 für den Hering und 1.09 für den Sprott. Damit zeigte sich für beide Arten, wie schon bei der gesamten Nahrung, eine klare Abhängigkeit der Entleerung vom Mageninhalt. Bei Sprotten war diese Abhängigkeit deutlicher ausgeprägt. Die Residuen der linearen Regressionsanalysen wiesen vor allem beim Sprott auf relativ hohe Entleerungsraten bei hohen Mageninhalten an Fischeiern in Hälterungsexperimenten. Dieses deutet auf eine Abhängigkeit der Entleerungsraten von der Zusammensetzung der Nahrung bzw. auf eine Entleerung von Fischeiern entsprechend der Hauptnahrungstaxa im Mageninhalt. Somit wären lediglich die 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimente mit substantiellen Gewichtsanteilen an Fischeiern für die Beschreibung einer Entleerungskurve an Eiern geeignet. Andererseits sind Fischeier selten der Hauptbestandteil der Nahrung von Hering und Sprott, und damit wäre diese Entleerungskurve nicht geeignet zur Berechnung einer Tagesration von Fischeiern bei einem überwiegenden Anteil an Mesozooplankton. Bei der sich andeutenden schnelleren Entleerung von Fischeiern im Vergleich zum Zooplankton würde dieses zu einer deutlichen Überschätzung der Tagesration an Fischeiern führen. Eine Verzögerung in der Verdauung von Organismen, die zusammen mit schwerer verdaubaren Partikeln im Nahrungsbrei auftreten, wird von Christensen (1983) und Balfoort (1984) für Fischlarven beschrieben (siehe Kapitel 6.3.1). Allerdings ist eine Verdauung bis zur Unkenntlichkeit bei Fischeiern kein entsprechendes Problem wie bei Fischlarven, da die Eihüllen als Reste im Verdauungsprozess gut zu identifizieren sind. Dies bedeutet, daß nicht die Verdauung bis zur Unkenntlichkeit sondern die Magenentleerung für die Abnahme der Eianzahlen verantwortlich ist. Dabei ist anzunehmen, daß die Magenentleerung von der Menge und vom Verdauungszustand der Hauptnahrungstaxa abhängt. Dies wird bekräftigt durch die Tatsache, daß häufig keine eindeutige Zunahme des Anteils an Eihüllen im Verlauf der Verdauungsperiode zu erkennen war. Offensichtlich wurden also auch nicht vollständig verdaute Eier bereits entleert. Die Annahme

einer identischen Entleerungsrate von Fischeiern und Mesozooplankton (Methode 2) erscheint daher von den vorgestellten Ansätzen zur Schätzung von Tagesrationen an Fischeiern am geeignetsten. Bei einer schnelleren Verdauung von Fischeiern im Vergleich zum Mesozooplankton liefert diese Methode allerdings konservative Schätzungen. Zumindest für den Sprott sollte diese Unterschätzung jedoch über den hohen Gewichtsanteil an Fischeiern in einer 24-Std. Fischerei und zwei Hälterungsexperimenten z.T. ausgeglichen werden.

Inwieweit eine mehr oder weniger kontinuierliche Nahrungsaufnahme die Magenentleerung während der Freßperiode beeinflusst, läßt sich aus den durchgeführten 24-Std. Fischereien kaum und aus den Hälterungsexperimenten gar nicht schließen. So ergaben sich aus den 24-Std. Fischereien im Juli 1991, wo auch nach Sonnenuntergang noch eine fortgesetzte Nahrungsaufnahme von Cladoceren stattfand, keine gesicherten Hinweise auf eine beschleunigte Entleerung der früher aufgenommenen Copepoden und Fischeier. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß die Magenentleerung bei fortgesetztem Freßverhalten beschleunigt wird, die ermittelten Entleerungsraten also Unterschätzungen sind. Andererseits wurden die Hälterungsexperimente mit einem bei Beginn des 2. Intervalls bereits angedauten Mageninhalt durchgeführt, was wahrscheinlich zu einer Beschleunigung der Entleerung im Vergleich zu frisch aufgenommener Nahrung führt.

Die getroffene Annahme, daß die Verdauungszeiten von Fischeiern unabhängig von der Artzugehörigkeit ist, konnte im Rahmen der vorliegenden Studie nicht überprüft werden. Sollte die Verdauungszeit der Dorscheier z.B. aufgrund ihrer Größe oder Choriondicke höher sein als von Sprott-, Flunder- und Seequappeneiern, so ergäben sich, bedingt durch die Hochrechnung der Anteile einzelner Arten an den identifizierten Eiern auf die gesamte Anzahl, erhebliche Überschätzungen der Tagesration an Dorscheiern.

Grundsätzlich sollte der Einfluß von Unsicherheiten in der Ermittlung repräsentativer Mageninhalte als Basis der Berechnungen von Tagesrationen nicht unterschätzt werden. So wurde in der Regel zwar darauf geachtet, daß Gebiete mit hohen und niedrigen Konzentrationen an Ichthyoplankton möglichst gleichmäßig zu allen Uhrzeiten der Freßperiode beprobt wurden, aber horizontale Konzentrationseffekte sind aufgrund der z.T. geklumpten Verteilung des Ichthyoplanktons nicht auszuschließen.

6.6.3 Fischlarven und Klein-Fische

In den Mägen aus den 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten waren die Anzahlen an Fischlarven und Klein-Fischen insgesamt sehr gering. Lediglich in zwei Experimenten mit Heringen aus dem August 1991 waren Mägen mit Fischlarven und zusätzlich in einer 24-Std. Fischerei solche mit Klein-Fischen in mehr als Einzelexemplaren vertreten. Der geringe Datenumfang erlaubte nur die Abschätzung mittlerer Verdauungszeiten für diese beiden Beutegruppen. Aufgrund relativ großer Zeitabstände in den Probennahmen (1.5 Std.), sind beide Experimente aus dem August 1991 allerdings nur sehr eingeschränkt zur Schätzung von Verdauungszeiten für Larven geeignet. Nach 4.5 Std. konnten keine Überreste von Larven mehr in den Mägen

identifiziert werden. Unter der Annahme, daß die Verdauungsverzögerung im ersten Intervall der Experimente auch Fischlarven betrifft, ergab sich somit eine grobe Schätzung für die Verdauungszeit von 1.5-3.0 Std. in Heringsmägen. Wegen der hohen Umgebungstemperaturen (17.5°C) und des zu Beginn der Experimente bereits fortgeschrittenen Verdauungszustandes der Larven kann von einer überdurchschnittlich schnellen Verdauung ausgegangen werden. Allerdings handelte es sich bei den Larven überwiegend um große Exemplare (≥ 15 mm), deren Verdauungszeit länger sein dürfte als die von kleinen Individuen. Da für eine zuverlässigere Abschätzung der Verdauungszeiten die Datenbasis fehlte, wurden Tagesrationen für Heringe und Sprotten alternativ mit Verdauungszeiten von 1, 2 und 3 Std. berechnet. Auch der Literatur konnten keine gesicherten Abschätzungen entnommen werden. Balfoort (1984) führte Verdauungsexperimente mit Heringen durch, an die er Heringslarven (13-18 mm) verfütterte. Dabei zeigte sich bei 11.5°C Umgebungstemperatur eine weitgehende Verdauung der Larven nach 1 Stunde. Nach 2 Std. Verdauungszeit konnten selbst Reste von Larven nicht mehr in den Mägen identifiziert werden. Allerdings erhöhte sich die Verdauungszeit signifikant, wenn außer Larven noch andere, schwerer verdaubare Nahrung gefressen wurde. Die von Balfoort (1984) verwendeten Heringe hatten eine Länge von 10-15 cm, was der Länge von Sprotten in der vorliegenden Studie entspricht. Hunter & Kimbrell (1980) berichten von Verdauungszeiten von weniger als 30 min. in den Mägen von *Engraulis mordax* (10-13 cm) bei 15°C. Dabei handelte es sich bei den konsumierten Larven allerdings um kleine Exemplare.

Unabhängig von der Festsetzung einer mittleren Verdauungszeit ergibt sich bei der Abschätzung der Tagesration an Fischlarven das Problem der Bestimmung eines repräsentativen mittleren Mageninhaltes. Wie bereits in Kapitel 6.3 diskutiert, können sehr kurze Verdauungszeiten zu erheblichen Unterschätzungen der Larvenanzahlen in den Mägen führen. Dies beeinflusst direkt die geschätzten Tagesrationen.

Aufgrund der beiden genannten Problempunkte können die in der vorliegenden Studie bestimmten Tagesrationen lediglich als erste Schätzungen von Größenordnungen gewertet werden.

Die für Klein-Fische geschätzte mittlere Verdauungszeit in Heringsmägen von 7 Stunden ist im wesentlichen abhängig von den Ergebnissen der Dauerstation aus dem September 1988. Die Dauerstation wurde bei Umgebungstemperaturen von 7.5°C durchgeführt und begonnen, als die Heringe Grundeln frisch aufgenommen hatten. Wie aus dem fortschreitenden Verdauungszustand zu ersehen, wurden nach der ersten Probennahme keine weiteren Grundeln mehr gefressen. Daher erscheint der erzielte Schätzwert für die mittlere Verdauungszeit realistisch und entspricht genau dem unabhängig davon bestimmten Wert für Fischeier. Eine Einordnung oder Absicherung dieses Wertes ist derzeit jedoch kaum möglich, da Angaben über Entleerungsraten oder Verdauungszeiten von Klein-Fischen in Clupeidenmägen bisher vollständig fehlen. Da eine erhebliche Unterschätzung des mittleren Mageninhaltes an Klein-Fischen durch eine fortgesetzte Verdauung im Verlauf der Probennahmen auszuschließen ist, können die berechneten meist äußerst geringen Tagesrationen (< 0.01 Individuen pro Tag) als realistische Größenordnung eingestuft werden.

6.7 Populationsgrößen an Hering und Sprot

Die Abschätzung von Populationsgrößen der Bruträuber Hering und Sprot in der Subdiv. 25 erfolgte mit zwei unterschiedlichen Methoden:

- 1) Durchführung einer MSVPA für die gesamte zentrale Ostsee und Aufteilung der Populationen auf die einzelnen Subdivisionen anhand von räumlichen Verteilungen aus Hydroakustik-Aufnahmen
- 2) Direkte Berechnung von Populationsgrößen in der Subdiv. 25 mittels einer Standard-VPA

Die größten Probleme bei der Durchführung der MSVPA ergaben sich beim Tuning der Terminal-F Werte für die berücksichtigten Bestände. Dieses erklärt sich aus den bisher nicht implementierten Tuning Routinen im MSVPA Programm (Anon. 1992b) und den Problemen bei den Hydroakustik-Aufnahmen im Jahr 1992 (Anon. 1993c). Der als Probelauf für die ICES "Working Group on Multispecies Assessments of Baltic Fish" durchgeführte MSVPA-Lauf wurde von der Arbeitsgruppe weitgehend akzeptiert (Anon. 1994). Lediglich im Tuning für den Dorschbestand der zentralen Ostsee wurden nennenswerte Änderungen vorgenommen, die auch die leichten Differenzen des endgültigen Laufes von dem vorliegenden Probelauf erklären. Auf die berechneten Bestände von Hering und Sprot in Subdiv. 25-27 und 25-28 haben diese Änderungen allerdings nur äußerst geringe Auswirkungen.

Ein weiterer Problempunkt war die Verwendung der nach Sparholt & Gislason (1990) modifizierten Methode zur Schätzung der Eignungskoeffizienten. Laut Sparre (1993) ist die Standard-Prozedur von Gislason & Sparre (1987) der gewählten Methode vorzuziehen. Auch nach ausführlicher Diskussion konnte von der "Working Group on Multispecies Assessments of Baltic Fish" (Anon. 1994) keine endgültige Entscheidung zu diesem Problem getroffen werden. Allerdings scheint die Wahl des Modelles für die Schätzung der Wegfraßsterblichkeiten keine entscheidende Bedeutung zu haben (Sparre 1993).

Trotz der deutlichen Reduzierung der Wegfraßsterblichkeit in der Altersklasse 1 von einem hohen Niveau zu Beginn der 80'er Jahre auf sehr geringe Werte zu Beginn dieses Jahrzehntes und relativ stabilen Koeffizienten der fischereilichen Sterblichkeit konnte für den Hering in Subdiv. 25-27 erst seit 1989 eine leichte Zunahme des Bestandes festgestellt werden. Für den Sprottbestand in Subdiv. 25-28 resultierte die drastische Reduzierung der Wegfraßsterblichkeiten in allen Altersklassen in einer deutlichen Zunahme des Bestandes seit 1986.

Die jährlich durchgeführten internationalen Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober zeigten ebenfalls keinen eindeutigen Anstieg im Heringsbestand in Subdiv. 25-27. Für den Hering in Subdiv. 25 konnte eine kontinuierliche Abnahme des prozentualen Anteils am Gesamt-Bestand festgestellt werden. Diese Abnahme der Bedeutung der Heringspopulation in Subdiv. 25 ist bisher weder von der "Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic" noch von der "Planing Group for Hydroacoustic-Surveys in the Baltic" beschrieben worden. Für den Sprott in Subdiv. 25-28 konnte

aus den Hydroakustik-Aufnahmen, analog zu den Ergebnissen aus der MSVPA, eine positive Bestandsentwicklung festgestellt werden. Der Anteil der Population in der Subdiv. 25 am Bestand in der zentralen Ostsee schwankte dabei zwischen 5 und 49%, wobei sich offensichtlich mehrjährige Phasen mit niedrigen bzw. hohen Anteilen abwechselten. Die Bestimmung des sich in Subdiv. 25 aufhaltenden Anteils des Gesamt-Bestandes aus der MSVPA über die entsprechenden Verhältnisse aus den Hydroakustik-Aufnahmen im Oktober setzt voraus, daß die räumlichen Verteilungen von Heringen und Sprotten in den unterschiedlichen Subdivisionen im Oktober repräsentativ für das gesamte Jahr sind. Der Termin für die Hydroakustik-Aufnahmen wurde nach Erprobungen in den 70'er Jahren auf den Oktober gelegt, da zu dieser Jahreszeit die Verteilung von beiden Fischarten relativ gleichmäßig ist, und keine Konzentrationen in Küstengewässern anzutreffen sind (Håkansson et al. 1979). Der im Frühjahr laichende Küsten-Hering wandert im März/April von den flachen Laichgebieten in die Freßgebiete der offenen See. Dagegen zeigt der See-Hering nach Beendigung der Laichzeit im April/Mai eine ausgeprägte Wanderung auch aus Subdiv. 27 in die Freßgebiete der Subdiv. 25 (Aro 1989). Die zahlenmäßig unbedeutende Komponente der im Herbst laichenden Heringe konzentriert sich im Oktober in den Laichgebieten mit relativ tiefem Wasser vor den Küsten bzw. auf den offenen Bänken der zentralen Ostsee (Popiel 1984). Insgesamt dürfte die Verteilung der Heringe im Oktober durchaus der im Juni-August entsprechen. Im März/April hält sich dagegen ein signifikanter Teil der Population außerhalb der Subdiv. 25 auf, was in einer Überschätzung der Populationsanzahlen durch Übertragung der Verhältnisse aus dem Oktober resultierte.

Für den Sprott wird von Aro (1989) eine Freßwanderung von Subdiv. 24 in die Freßgebiete östlich des Bornholm Beckens beschrieben. Dies würde bedeuten, daß der Anteil der sich in Subdiv. 25 aufhaltenden Population am gesamten Bestand in Subdiv. 25-28 im Oktober höher ist als zur Laichzeit und somit die Populationen im März-Juli überschätzt worden sind. Allerdings sind die Wanderrouen der Sprotten nicht eindeutig bekannt, und Aro (1989) beschreibt auch eine erhebliche Einwanderung aus Subdiv. 24 und 26 in das Laichgebiet des Bornholm Beckens zu Beginn der Laichzeit. Beide Wanderrouen stehen somit nicht im Einklang. Inwieweit die Übertragung der räumlichen Verteilung im Oktober tatsächlich zu einer Überschätzung der Population an Sprotten zur Laichzeit in Subdiv. 25 führt, ist aus den vorliegenden Informationen allein nicht zu klären. Diese Überschätzung könnte der Grund für die höheren Populationsanzahlen in der Subdiv. 25 auf Basis der MSVPA im Vergleich zur Standard-VPA sein.

Alternativ zu der Populationsabschätzung auf Basis der MSVPA wurden Standard-VPA-Läufe für die Subdiv. 25 durchgeführt. Aufgrund von Problemen bei der Ermittlung der altersspezifischen Fanganzahlen von Hering und Sprott in der Subdiv. 25 in den Jahren 1977-1979 wurde die VPA auf den Zeitraum 1980-1992 begrenzt. Die Schätzung der Terminal-F Werte erfolgte über ein Tuning nach Laurec & Shepherd (1983) auf Grundlage von Populationsanzahlen aus Hydroakustik-Aufnahmen in Subdiv. 25. Dabei wurden für den Hering ältere Daten niedriger gewichtet und die Terminal-F Werte zusätzlich dem mittleren Koeffizienten der fischereilichen Sterb-

lichkeit in den vorhergehenden 5 Jahren angenähert. Dieses Verfahren entspricht der Praxis der "Working Group on the Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic" (Anon. 1993a) bei dem Laurec-Shepherd Tuning für den Heringsbestand in Subdiv. 25-29, 32 und im Golf von Riga. Trotz dieser Maßnahmen ergaben sich positive Steigungen der logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten (Q) über die Zeit. Mit Ausnahme der Altersklassen 2 und 3 lagen die Steigungen allerdings in der Größenordnung der zugehörigen Standardfehler, was laut Anon. (1993d) als nicht signifikant anzusehen ist. Auch die Standardfehler der mittleren Q -Werte reduzierten sich durch die Maßnahmen, waren aber mit 0.49-0.51 in den wichtigsten Altersklassen 2-5 immer noch hoch und lagen über der von Anon. (1993d) vorgeschlagenen Toleranzgrenze von 0.3.

Aufgrund von hohen positiven Residuen im ersten Jahr der Tuning-Zeitserie (1983) und negativen Trends in den logarithmierten Fangbarkeitskoeffizienten sowie hohen Standardfehlern der mittleren Q -Werte, wurde beim Tuning der VPA für den Sprott das Jahr 1983 ausgeschlossen und die früheren Jahre mit einem geringeren Gewichtungsfaktor belegt. Dieses geringe Gewicht älterer Daten entspricht der Vorgehensweise der verantwortlichen ICES Arbeitsgruppe (Anon. 1992c). Die Maßnahmen resultierten in stark reduzierten, nicht signifikanten Steigungen von Q gegen die Zeit in allen Altersklassen. Außerdem verringerten sich die Standardfehler der mittleren Q -Werte deutlich, waren aber mit 0.25-0.48 in den wichtigsten Altersklassen 2-4 immer noch hoch.

Insgesamt läßt sich feststellen, daß das durchgeführte Tuning bei beiden Fischarten relativ große Schwierigkeiten bereitete und nur bedingt zufriedenstellende Ergebnisse erbrachte. Vor allem beim Sprott waren die Terminal-F Werte mit Ausnahme des Jahrganges 1987 im Vergleich zu den Vorjahren hoch, was allerdings mit den mehr als verdoppelten Fängen im Jahr 1992 gegenüber 1991 übereinstimmt.

Unabhängig von diesen Problemen lieferten die beiden alternativen Populationsabschätzungen mittels MSVPA und VPA für die Subdiv. 25 ähnliche Ergebnisse. Für den Hering lagen die maximalen Abweichungen zwischen beiden Schätzungen im Zeitraum 1986-1992 unter 20%. Für den Sprott ergaben sich ebenfalls ähnliche Trends in den Populationsanzahlen, wobei die MSVPA bei hohen Populationen in den Jahren 1983-1984 und 1990-1992 höhere Abschätzungen lieferte.

Die Berechnung von monatlichen Populationsanzahlen in Subdiv. 25 erfolgte auf Basis der mittels MSVPA errechneten Anzahlen zu Beginn jedes Quartals und der mittels VPA errechneten Werte zu Beginn jeden Jahres unter der Annahme konstanter fischereilicher und natürlicher Sterblichkeiten im jeweiligen Quartal bzw. Jahr. Während die Annahme eines konstanten F -Wertes im Verlauf eines Quartals kaum zu überprüfen ist, zeigten sowohl die Fänge an Heringen als auch an Sprotten pro Quartal einen deutlichen saisonalen Rhythmus. So lagen die Fanganzahlen beim Hering von 1990-1992 im 1. Quartal lediglich bei 6-18% der Jahresfänge und im 2. Quartal bei 19-29%, während maximale Fanganzahlen im 3. Quartal mit 25-41% erzielt wurden. Dieses bedeutet, daß die angenommenen fischereilichen Sterblichkeiten von 25% des Jahreswertes im 1. Quartal Überschätzungen sind. Demzufolge wurden die Populationsanzahlen im Zeitraum März bis Juni wahrscheinlich leicht unterschätzt.

Die polnischen Fänge an Sprotten in Subdiv. 25 waren im letzten Jahrzehnt während der Überwinterungsperiode von Dezember bis März doppelt so hoch wie zur Laichzeit im April-Juli und zeigten geringste Werte im Verlauf der Freißperiode von August bis November (Grygiel unveröfftl. Daten). Dies bestätigte sich für die letzten Jahre aus den hohen Fanganzahlen an Sprotten durch alle an der Fischerei beteiligten Nationen im 1. und 4. Quartal. Demzufolge wurden die fischereilichen Sterblichkeiten im 1. Quartal unterschätzt, was zu einer gewissen Überschätzung der Populationsanzahlen von März-August geführt haben dürfte. Unter der Annahme, daß 50% des Fanges im 1. Quartal erzielt wurden, lag der entstehende Fehler allerdings deutlich unter 5%.

Die sich im Bornholm Becken aufhaltenden Populationen an Hering und Sprott wurden über die räumlichen Verteilungen beider Arten in der Subdiv. 25 aus Hydroakustik-Aufnahmen im Mai/Juni, Juli/August und Oktober bestimmt. Bei dieser Abschätzung fanden Biomassen Verwendung, da für die meisten der durchgeführten Hydroakustik-Aufnahmen die Bestandsanzahlen pro Statistischem Rechteck nicht vorlagen. Die Verwendung von Biomassen anstatt von Abundanzen setzt voraus, daß die Populationstrukturen in der Subdiv. 25 einheitlich sind. Aus den repräsentativen Längenhäufigkeiten ist zu erkennen, daß die Altersklasse 1 sowohl der Heringe als auch der Sprotten zu den meisten Probennahmeterminen im Bornholm Becken nur gering vertreten ist. Dies entspricht der von Popiel (1984) beschriebenen horizontalen Einordnung der juvenilen Heringe in flachere Küstengewässer. Lediglich im März, Oktober 1988 und April 1991 traten Individuen der Altersklasse 1 in nennenswerten Anzahlen auf. Im März und April erklärt sich der hohe Anteil aus der Abwesenheit der adulten Frühjahrslaicher. Auch die Sprotten der Altersklasse 1 waren in den Schleppnetzfangen nur gering vertreten, was die von Lindquist (1971) beschriebene Bevorzugung von flacheren Gewässern bestätigt. Die geringe Präsenz der Altersklasse 1 im Bornholm Becken von März bis August bedeutet, daß der ermittelte Biomassenanteil sich aus im Vergleich zu anderen Gebieten der Subdiv. älteren und damit größeren Individuen zusammensetzt, und somit die Populationsanzahlen überschätzt wurden. Wog ein Hering der Altersklasse 2 doppelt soviel wie ein Individuum der Altersklasse 1, was für den Zeitraum März-August eine realistische Größenordnung ist (siehe Anhangstab. 10), und nimmt man weiterhin an, daß statt der Altersklasse 1 nur Fische der Altersklasse 2 im Bornholm Becken vorkamen, ergeben sich Überschätzungen in den Populationen von im Mittel 9-18% in den berücksichtigten Jahren 1988, 1990 und 1991. Die entsprechenden Überschätzungen beim Sprott lagen bei 7-27%. Dieses Beispiel zeigt, daß die gewählte Methode auf unterschiedliche Horizontalverteilungen verschiedener Altersklassen sensitiv reagiert und Fehler in der Größenordnung von 25% auftreten können. Unabhängig von dieser Fehlerquelle zeigten die Hydroakustik-Aufnahmen eine relativ hohe Variabilität in den Biomassenanteilen zu nahezu allen Jahreszeiten. Mögliche Erklärungen sind Unterschiede in der horizontalen Verteilung von Jahr zu Jahr oder methodische Probleme in den Hydroakustik-Aufnahmen, wie z.B. Abdeckung unterschiedlicher Teilgebiete durch verschiedene Schiffe mit nicht vergleichbarer Ausrüstung. Auch Artefakte durch die verschiedenen im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Hochrechnungen von unzureichend abgedeckten Statistischen Rechtecken auf größere Flächen sind nicht auszuschließen.

Abgesehen von den hohen Variabilitäten von Jahr zu Jahr erscheinen die bestimmten mittleren prozentualen Anteile in unterschiedlichen Gebieten durchaus realistisch. So halten sich im Mai/Juni innerhalb der 60 und 80 m Tiefenlinie des Bornholm Beckens im Mittel 20 und 8% der Herings-Biomasse auf. Verglichen mit dem Flächenanteil von 33 und 13% an der gesamten Subdiv. 25 sind Heringe im Bornholm Becken also unterrepräsentiert. Dies erklärt sich aus der Tatsache, daß zwar der Küstenhering nach Beendigung der Laichzeit ab Ende April schon auf den Freßgründen der offenen See anzutreffen ist, aber der See-Hering das Laichen erst Anfang Mai beendet und z.T. noch auf der Freßwanderung ist (Aro 1989). Im Juli/August und Oktober wurden mittlere Biomassenanteile von 31 und 22% bzw. 35 und 19% im Bornholm Becken festgestellt. Während diese Anteile für das gesamte Becken weitgehend den Flächenanteilen entsprechen und damit auf eine gleichmäßige Verteilung weisen, deutet sich im zentralen Becken eine Konzentration der Biomassen an. Nach Beendigung der Laichzeit im Frühjahr halten sich die Heringe im Juli/August weit verteilt in ihren Freßgebieten der offenen See auf (Aro 1989), die von den Hydroakustik-Aufnahmen vollständig und gleichmäßig abgedeckt werden (Håkansson et al. 1979). Im Gegensatz zu den im Frühjahr laichenden Heringen, beginnen die Herbstlaicher mit ihrer Laichwanderung im Juli/August (Aro 1989). Allerdings ist diese Komponente aufgrund der geringen Populationsanzahlen von untergeordneter Bedeutung (Ojaveer 1981).

Da im März/April zur Laichzeit des Frühjahrs-Herings keine Hydroakustik-Aufnahmen durchgeführt worden sind, wurde das Verhältnis der Einheitsfänge im April zum Mai/Juni aus den eigenen Fängen mit dem Standard-Schwimmschleppnetz berechnet und mit diesem Faktor die für Mai/Juni vorliegenden Anteile adjustiert. Dabei ergaben sich im April signifikant geringere Einheitsfänge als zu allen anderen Jahreszeiten, wobei das arithmetische Mittel um 90% niedriger lag als im Mai/Juni. Außerdem zeigte sich eine Zunahme der Einheitsfänge von Mai/Juni auf Juli/August, was mit den ermittelten Biomassenanteilen aus den Hydroakustik-Aufnahmen übereinstimmt.

Die zeitlichen Trends in den Einheitsfängen an Hering und Sprott im Mai/Juni der Jahre 1990-1993 in Kombination mit einer ungleichmäßigen Beprobung unterschiedlicher Monate können als Erklärung der geringen Einheitsfänge an Heringen im April ausgeschlossen werden.

Für den Sprott ergaben die Hydroakustik-Aufnahmen im Mai/Juni mittlere Biomassenanteile des Bornholm Beckens von 53 und 29% im Vergleich zur gesamten Subdiv. 25. Bei diesen hohen Biomassen handelt es sich um ausgeprägte Laicherkonzentrationen. Bestätigt werden diese Konzentrationen durch höchste Einheitsfänge an Sprotten in den polnischen Jungfisch-Aufnahmen im März 1981-1986 am südlichen Rand des Bornholm Beckens (Grygiel 1990), was mit der beginnenden Laichzeit der Sprotten im März übereinstimmt (Grimm & Herra 1984, Müller et al. 1990). Da kein signifikanter Unterschied in den eigenen Einheitsfängen zwischen April und Mai/Juni nachzuweisen war, wurden die prozentualen Biomassenanteile aus den Hydroakustik-Aufnahmen im Mai/Juni auf die Monate März/April übertragen. Im Juli/August lagen die Biomassenanteile aus den Hydroakustik-Aufnahmen nur noch bei 19 und 4%, was die Auswanderungsbewegung der Sprotten nach Beendigung der Laichzeit im Juli repräsentiert. Sowohl die Einheitsfänge aus den polnischen Jungfisch-Aufnahmen in

den Sommermonaten 1981-1986 (Grygiel 1990) als auch die eigenen Einheitsfänge bestätigten diese Wanderbewegung. Für den Oktober konnten aus den Hydroakustik-Aufnahmen prozentuale Anteile von 25 und 16% ermittelt werden, was weitgehend den Flächenanteilen entspricht und auf eine gleichmäßige Verteilung in der Subdiv. 25 hinweist. Dies entspricht der Einschätzung von Håkansson et al. (1979).

6.8 Tägliche Konsumption durch die Populationen

6.8.1 Gesamt-Nahrung

Die tägliche Konsumption an Nahrung in Naßgewicht durch die Populationen an Hering und Sprott im Bornholm Becken war im März/April 1988 und 1991 relativ gering ($0.6-3.3 \cdot 10^3$ t). Die Erhöhung der pro Tag konsumierten Biomassen zum Mai/Juni 1990 und 1991 ($4.6-9.0 \cdot 10^3$ t) wird bedingt durch die höheren Tagesrationen und die in das Untersuchungsgebiet einwandernden Heringe. Nach Abschluß der Wanderung der Frühjahrslaicher in die Weidegebiete des Bornholm Beckens konsumierte allein die Heringspopulation im Juli 1987, 1988 und 1991 täglich Biomassen in der Größenordnung von $2.7-5.9 \cdot 10^3$ t. Bedingt durch die beginnende Auswanderung der Sprotten nach Beendigung der Laichzeit lag die Tageskonsumption durch die Sprottpopulation im Juli 1991, trotz außergewöhnlich hoher Tagesration, in der Größenordnung der vorhergehenden Monate. Aufgrund von geringen Tagesrationen waren rückläufige Konsumtionen an Biomassen durch Hering und Sprott im August 1988 und 1991 zu verzeichnen ($1.6-4.7 \cdot 10^3$ t).

Die Bedeutung dieses Wegfraßes für das Mesozooplankton als Hauptnahrungskomponente läßt sich nur schwer einschätzen, da gesicherte Angaben über die Produktion an Zooplankton fehlen. Laut Lindahl (1977) lag die Produktion an Mesozooplankton östlich von Gotland von Februar bis Mitte Mai 1976 bei $4-7$ mg C pro m^2 und Tag. In der zweiten Maihälfte stieg die tägliche Produktion auf 12 mg C pro m^2 und erreichte Mitte Juni 28 mg C pro m^2 . Im Juli 1976 lag die Tagesproduktion relativ konstant bei 56 mg C pro m^2 und wies im August Werte von 81 mg C pro m^2 auf. Unter der Annahme, daß diese Werte in der Größenordnung auf das Bornholm Becken übertragbar sind und daß der Kohlenstoffgehalt 5% vom Naßgewicht entspricht (Aneer 1980), ergaben sich im März/April $0.8-1.5 \cdot 10^3$ t Produktion an Mesozooplankton pro Tag. Die Tageskonsumption von Mesozooplankton durch Heringe und Sprotten lag im März/April in der Größenordnung der Produktion ($0.5-2.5 \cdot 10^3$ t). Im Mai/Juni ergaben sich ebenfalls ähnliche Produktions- und Konsumtionswerte ($2.4-6.0$ bzw. $4.2-6.3 \cdot 10^3$ t). Erst im Juli lag die Tagesproduktion deutlich über der -konsumption (12.1 bzw. $5.4-7.7 \cdot 10^3$ t). Im August verschob sich das Verhältnis noch weiter zugunsten der Produktion (17.4 bzw. $1.5-4.6 \cdot 10^3$ t).

Laut Ackefors & Hernroth (1972) ist die Biomasse an Mesozooplankton im Bornholm Becken in den Monaten März-August in den 60'er Jahren um 27% höher als im Gotland Becken. Auch die Probennahmen im Rahmen des HELCOM-Monitorings (unveröfftl. Daten) ergaben um den Faktor 2.1 und 1.7 höhere Biomassen an Copepoden und Cladoceren Mitte Mai und Mitte Juli 1991 im Vergleich zu den Daten von

Lindahl (1977), allerdings vergleichbare Werte Ende März 1991. Insgesamt kann davon ausgegangen werden, daß die Produktion an Mesozooplankton im obigen Vergleich unterschätzt worden ist. So schätzen Hernroth & Ackefors (1979) die jährliche Produktion in der südlichen zentralen Ostsee auf 20 g C pro m², was 30% höher ist als die von Lindahl (1977) ermittelte jährliche Produktion östlich von Gotland. Allerdings ist die oben aufgeführte Tagesproduktion an Mesozooplankton im März/April und Mai/Juni selbst bei einer Unterschätzung von 30% kaum höher als die Tageskonsumptionen durch Hering und Sprott. Dies könnte darauf hindeuten, daß in der ersten Hälfte der Laichzeit des Dorsches von März bis Anfang Juni das Nahrungsangebot an Mesozooplankton limitiert ist, und erst in den Sommermonaten Copepoden und Cladoceren unlimitiert zur Verfügung stehen.

Eine Nahrungslimitierung als Ursache der drastischen Reduzierung der altersspezifischen Gewichte von Heringen in der zentralen Ostsee seit Beginn des letzten Jahrzehntes wurde in den letzten Jahren intensiv diskutiert und untersucht. (Anon. 1992a, Kornilovs et al. 1992, Naglis & Sidrevis 1993, Raid & Lankov 1993). Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen Änderungen im Nahrungsangebot und Wachstum konnte jedoch bisher nicht nachgewiesen werden (Sparholt 1993).

6.8.2 Jugendstadien des Dorsches

Bedingt durch die Vertikalverteilung der Dorscheier, die sich nur auf das untere Zwischen- und obere Bodenwasser erstreckt (Müller & Pommeranz 1984, Wieland 1988 und Wieland & Zuzarte 1991), ist die Horizontalverteilung von Dorscheiern auf das zentrale Bornholm Becken beschränkt. Die prozentualen Anteile der Eimengen, die im Bereich mit Wassertiefen ≥ 80 m festgestellten wurden, lagen bei 72-94% des insgesamt erfaßten Bestandes. Diese Größenordnung wird von Müller & Bagge (1984) bestätigt, die 1970-1978 von März bis Juni 76-99% der Abundanzen in Gebieten mit Wassertiefen ≥ 80 m feststellten. Die Berechnung der täglich von Hering und Sprott konsumierten Anzahlen an Dorscheiern basiert auf den sich im zentralen Becken aufhaltenden Populationen. Da auch in flacheren Gebieten noch Dorscheier vorkommen und somit auch konsumiert werden, handelt es sich bei der Abschätzung der Tageskonsumption um eine Unterschätzung. Allerdings bezieht sich der Vergleich von täglich konsumierten Anzahlen und Abundanzen bzw. Tagesproduktionen an Eiern des Dorsches ebenfalls auf den Bereich innerhalb der 80 m Tiefenlinie, weshalb diese Unterschätzung für die Einordnung der Bedeutung des Wegfraßes keine Rolle spielt. Die Kombination aus Methode 1 zur Abschätzung der Tagesration an Fischeiern und Populationsgrößen auf Basis der MSVPA schätzten generell die höchsten Tageskonsumptionen an Dorscheiern, während Methode 2 gekoppelt an die Ergebnisse aus der Standard VPA entsprechend die geringsten Werte lieferte. Die verbleibenden beiden Kombinationen resultierten in ähnlichen mittleren täglichen Konsumptionen. Davon ausgehend, daß die Methode 2 zur Bestimmung der Tagesration die zuverlässigsten Abschätzungen liefert (siehe Kapitel 6.6.2), und daß die MSVPA die Populationsgrößen an Sprotten im Vergleich zur VPA möglicherweise überschätzt (siehe Kapitel 6.7), sollte die minimale Konsumption die beste Abschätzung sein. Trotzdem lag

dieser tägliche Wegfraß an Dorscheiern durch Hering und Sprott im Mai 1991 ($228 \cdot 10^9$) deutlich über und im April 1991 ($84 \cdot 10^9$) nahe an der Abundanz der Dorscheier (129 bzw. $98 \cdot 10^9$). In diesen Monaten und auch im Mai/Juni 1990 lag die Tageskonsumption ($76 \cdot 10^9$) erheblich über der Tagesproduktion an Dorscheiern des jüngsten Eistadiums ($23-32 \cdot 10^9$). Selbst eine durchaus mögliche Überschätzung der Sprottpopulation im zentralen Bornholm Becken von 30% (siehe Kapitel 6.7) würde den täglichen Wegfraß zwar auf die Größenordnung der Abundanz im Mai 1991 reduzieren, überstiege aber die Tagesproduktion in allen drei genannten Monaten immer noch um 68-377%. Um den täglichen Wegfraß im Mai 1991 auf die Größenordnung der geschätzten Tagesproduktion zu verringern, müßte die Sprottpopulation um 85% reduziert werden. Eine Fehlabschätzung der Population in dieser Größenordnung ist unrealistisch. Die auftretenden Diskrepanzen sind auch nicht durch Unsicherheiten in der Abschätzung der Tagesration zu erklären, da selbst bei Verwendung der mittels Methode 3 mit Sicherheit unterschätzten Rationen und der um 30% reduzierten Populationsgrößen aus der VPA die täglich konsumierten Anzahlen an Dorscheiern im April und Mai 1991 noch weit über der Tagesproduktion liegen. Eine mögliche andere Erklärung ist die Überschätzung des Anteils an Dorscheiern in den Mägen durch eine langsamere Verdauung der Dorscheier im Vergleich zu anderen Fischeiern. Allerdings ist der Anteil an Dorscheiern in den Mägen der langsamer verdauenden Heringe in fast allen Monaten deutlich höher als in den Sprottmägen. Bei einer verzögerten Verdauung von Dorscheiern sollte dies eher umgekehrt sein. Dieses spricht gegen eine substantielle Überschätzung des Mageninhaltes an Dorscheiern, schließt sie jedoch nicht aus. Eine andere Möglichkeit ist die Unterschätzung der Abundanz an Dorscheiern durch die Ichthyoplankton-Aufnahmen. So wird die bodennahe Wasserschicht mit den Bongo-Netzen nicht vollständig beprobt, da generell ein Sicherheitsabstand von ca. 2-3 m zum Boden eingehalten wurde. Ausgehend von den dargestellten Vertikalverteilungen der Dorscheier (Wieland & Zuzarte 1991 und Wieland in Vorb.) mit höchsten Konzentrationen in Wassertiefen von 60-80 m kann diese Unterschätzung für das zentrale Becken mit Wassertiefen ≥ 80 m jedoch nicht als entscheidend gelten. Weiterhin könnte unter bestimmten Umständen eine hohe Sterblichkeit durch Wegfraß nach dem morgendlichen Abbläuen des Dorsches (Kjesbu 1988) zu einer Unterschätzung der Abundanz des jüngsten Eistadiums und damit auch der Tagesproduktion führen, wenn nicht alle Tageszeiten bei der Plankton-Aufnahme gleichmäßig abgedeckt werden konnten. So wurde z.B. die Aufnahme im Mai/Juni 1990 um 12.00 Uhr begonnen und nach ca. 1.5 Tagen um 1.00 Uhr beendet. Dieses bedeutet, daß lediglich ein morgendliches Laichgeschehen erfaßt wurde und bei hohen Eisterblichkeiten in der ersten Tageshälfte oder geringen Befruchtungserfolgen (Westin & Nissling 1991) die bestimmte mittlere Abundanz bzw. Tagesproduktion unterschätzt worden ist.

Mit Sicherheit kann die zur Berechnung der Tagesproduktion des jüngsten Eistadiums verwendete Sterblichkeit innerhalb des Stadiums (0.14 pro Tag) nur als eine erste grobe Schätzung gewertet werden, da sie nach der "Constant Birth Method" aus den Tagesproduktionen der Eistadien IA und IB während dreier Ichthyoplankton-Aufnahmen im Jahr 1986 berechnet wurde. Eine Unterschätzung der Sterblichkeit in-

nerhalb des jüngsten Eistadiums ist demzufolge durchaus möglich. So liegen die von Wieland (in Vorb.) über die Saisonproduktion von unterschiedlichen Entwicklungsstadien bestimmten mittleren Sterblichkeiten von Stadium IA zu IB in den Jahren 1988-1991 bei 0.30-0.37 pro Tag und sind somit deutlich höher als die verwendete Schätzung für das Jahr 1986. Allerdings wären Sterblichkeiten von 1.0-1.4 pro Tag nötig, um die bestimmten minimalen Tageskonsumptionen im April 1991 und Mai/Juni 1990 und 1991 zu erreichen. Selbst eine substantielle Unterschätzung der Sterblichkeit im Stadium IA ist keine Erklärung für die hohen Tageskonsumptionen an älteren Eistadien im Vergleich zu deren Tagesproduktionen. So ergaben sich in der Regel mit dem Entwicklungsstadium ansteigende Verhältnisse von Tageskonsumptionen zu -produktionen. Dieses bedeutet, daß schon eine insgesamt relativ geringe Zehrung, wie für den Juli 1991 ermittelt wurde, beim Stadium III die Größenordnung der Produktion erreicht und im Stadium IV deutlich überschreitet. Allerdings ist es denkbar, daß ältere Eistadien mit weit entwickelten Embryonen eine längere Verdauungszeit bis zur Unidentifizierbarkeit des Eistadiums aufweisen als jüngere Eier, was in einer Überschätzung ihres Anteils im Magen und entsprechend in der Tageskonsumption resultieren könnte.

Die zur Berechnung der Tagesproduktion der Eistadien benötigten Entwicklungszeiten der einzelnen Stadien sind abhängig von den Temperaturen in Wassertiefen mit maximalen Konzentrationen an Dorscheiern. Im April und August 1991 beruhen diese nur auf Schätzungen aus dem Mai und Juli 1991, da keine vertikal auflösenden Probennahmen durchgeführt wurden und ein sich in der Entwicklung befindendes Modell zur Vertikalverteilung von Dorscheiern in Abhängigkeit von hydrographischen Parametern (Wieland in Vorb.) noch nicht zur Verfügung stand. Bei den auftretenden Variationsbreiten von 4.5-6.3°C liegen die Tagesproduktionen der unterschiedlichen Stadien bei der maximalen Temperatur um lediglich 25-45% höher als bei minimalen Umgebungstemperaturen. Somit ist eine Fehleinschätzung der Umgebungstemperatur als Fehlerquelle von übergeordneter Bedeutung auszuschließen.

Insgesamt können alle genannten Fehlergrößen die Diskrepanzen zwischen täglich konsumierten und produzierten Dorscheiern in den ersten Monaten der Laichzeit nicht allein erklären. Erst eine Kombination von Überschätzung der Populationsanzahlen an Sprotten und möglicherweise der Tagesration und des Anteils an Dorscheiern sowie eine Unterschätzung der Abundanzen bzw. Tagesproduktionen an Dorscheiern könnten eine Erklärung liefern.

Unabhängig davon bleibt festzuhalten, daß vor allem in den ersten Monaten der Laichzeit ein bedeutender Wegfraß von Dorscheiern stattfand, wobei Sprotten eine eindeutig größere Bedeutung als Bruträuber hatten. Weiterhin wurden offensichtlich ältere Eistadien, wahrscheinlich aufgrund ihrer besseren Sichtbarkeit, verstärkt selektiert, was in einer höheren Wegfraßsterblichkeit älterer Entwicklungsstadien resultierte. Lediglich im August waren die Wegfraßraten unabhängig vom Angebot an Dorscheiern durch beide Bruträuber sehr gering. Davon ausgehend, daß der mangelnde Fangerfolg an Sprotten im Juli 1988 auf eine außergewöhnlich geringe Sprottpopulation hinweist, die Zehrung an Dorscheiern also zum größten Teil vom Hering ausgeübt wurde, so ist auch die Tageskonsumption im Juli 1988 als relativ gering zu werten.

Die von der Herings- und Sprottpopulation im Bornholm Becken pro Tag konsumierten Anzahlen an Dorschlarven, abgeschätzt über eine mittlere Verdauungszeit von 2 Std., waren im März 1988, April und Mai 1991 ($< 0.03 \cdot 10^9$ Larven) auch im Vergleich zu den Abundanzen im Nahrungsangebot ($0.4-1.0 \cdot 10^9$ Larven) sehr gering. Dieses Ergebnis ist unabhängig von der gewählten Methode zur Populationsabschätzung. Im Mai/Juni 1990 und im Juli und August 1991 waren die Tageskonsumptionen deutlich höher ($0.16-0.60 \cdot 10^9$ Larven). Die Abundanzen an Dorschlarven lagen bei $1.2 \cdot 10^9$ Dorschlarven im Mai/Juni 1990 und bei $18.1 \cdot 10^9$ Dorschlarven im August 1991. Die ermittelte relativ hohe Tageskonsumption im Mai/Juni 1990 (36-50% der Abundanz) ist allerdings in Zweifel zu ziehen, da die Konsumptionsschätzung nur auf 2 identifizierten Dorschlarven beruht, was eine hohe Sensitivität auf Fehlbestimmungen der überwiegend angedauten Fischlarven impliziert. Dies gilt generell für allen Sommermonate.

Unabhängig davon läßt sich aus den durchgeführten Abschätzungen schließen, daß bei dem derzeitigen hohen Populationsniveau an Sprotten und den relativ geringen Abundanzen an Dorschlarven schon geringe Tagesrationen (z.B. 0.07 Larven pro Tag im Mai/Juni 1990) in einem substantiellen Wegfraß an Dorschlarven resultieren. So schätzte Wieland (in Vorb.) die Anzahl an geschlüpften Dorschlarven aus der Saisonproduktion an Dorscheiern ($3000 \cdot 10^9$) und der Sterblichkeit während der Eiphasse (98.8%) auf $35.6 \cdot 10^9$ Dorschlarven im Jahr 1990. Die geschätzte Tageskonsumption durch Sprotten im Mai/Juni 1990 betrug somit 1-2% der Saisonproduktion.

Die bereits in Kapitel 6.3 ausführlich diskutierte Fehlerquelle der geringen Verdauungszeiten von kleineren Fischlarven, die im Bereich der Fang- und Bearbeitungszeiten liegen können, erschweren eine abschließende Interpretation der Ergebnisse zusätzlich.

Die Horizontalverteilung von Dorschlarven im Bornholm Becken in den Jahren 1987-1989 war bei geringen Abundanzen gleichmäßig. Bei relativ hohen Abundanzen, wie im Mai 1988, waren die Konzentrationen an Larven im zentralen Becken am höchsten mit einer generellen Tendenz zu höheren Anzahlen am östlichen Rand des Beckens. Grauman (1976) und Herra (1988a) erklären diese von ihnen für Sprottlarven beobachtete Horizontalverteilung aus einer Drift der sich im oberen Wasserkörper aufhaltenden älteren Larven aus dem zentralen Bornholm Becken in östliche Richtung über die Stolper Rinne und aus dem südlichen Becken in Richtung auf die polnische Küste. Bedingt durch diese Verdriftung aus dem Untersuchungsgebiet heraus liefert die abgeschätzte Tageskonsumption, zumindest für die Sommermonate, keine gesicherten Aussagen zur räuberbedingten Sterblichkeit von Dorschlarven. Dies gilt auch für Sprott- und andere Fischlarven. Aufgrund der Befunde aus der vorläufigen Analyse der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott kann jedoch dem Wegfraß von Dorsch- und Fischlarven allgemein auch in anderen Bereichen der Ostsee keine Bedeutung beigemessen werden.

0-Gruppen Dorsche wurden nur im August 1991 in Heringsmägen aus dem Bornholm Becken festgestellt. Die für die Heringspopulation in diesem Monat abgeschätzte Tageskonsumption lag bei $83-98 \cdot 10^6$ Jungfischen. Verglichen mit der mittels

MSVPA für das Jahr 1991 abgeschätzten Produktion an $116 \cdot 10^6$ 0-Gruppen Individuen zu Beginn des 3. Quartals, erscheint dieser Wegfraß im Bornholm Becken bedeutend. Allerdings basiert die Abschätzung der Tageskonsumption auf lediglich 2 identifizierten 0-Gruppen Dorschen und erscheint daher unsicher. Vor allem die Tatsache, daß sowohl in den nicht mit in die Berechnung eingegangenen Mageninhalten aus nächtlichen Probennahmen als auch in den durchgeführten Hälterungsexperimenten ausschließlich Jungfische der Sprotte identifiziert werden konnten, spricht für eine Überschätzung des Anteils an 0-Gruppen Dorschen (2 von 5 identifizierten Klein-Fischen). Weiterhin ist die Abschätzung der 0-Gruppen Anzahlen aus der MSVPA aufgrund der Sensitivität auf die Terminal-F Festsetzung nicht abgesichert. Allgemein ist der Vergleich von berechneten Konsumtionen und MSVPA Ergebnissen problematisch, da die berechneten 0-Gruppen Anzahlen auf Schätzungen von Sterblichkeiten beruhen, die bisher den Kannibalismus durch ältere Dorsche, aber nicht den Wegfraß durch andere Räuber berücksichtigen. Dieses bedeutet, daß der Wegfraß durch andere Räuber lediglich über die Residual-Mortalität (0.05 pro Quartal) abgedeckt ist. Überschreitet ein zusätzlicher Wegfraß zusammen mit anderen Sterblichkeitsursachen diesen Wert, werden die berechneten 0-Gruppen Anzahlen unterschätzt. Insgesamt wurden lediglich die beiden im August 1991 identifizierten Jungfische des Dorsches in 6838 Heringsmägen gefunden. Da im Gegensatz zu Fischlarven eine Verfälschung der Mageninhalte an Klein-Fischen durch eine schnelle Verdauung während des Fang- und Handhabungsprozesses weitgehend ausgeschlossen werden kann (siehe Kapitel 6.6.3), läßt sich aus den präsentierten Ergebnissen der eigenen Mageninhaltsanalysen, der Daten aus der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott und aus den Literatur-Angaben (Kapitel 6.3.1) schließen, daß 0-Gruppen Dorsche als Nahrung von Heringen in der zentralen Ostsee nur eine untergeordnete Rolle spielen. Somit dürfte der Wegfraß durch Heringe als Sterblichkeitsursache von Jungfischen des Dorsches zu vernachlässigen sein.

6.8.3 Jugendstadien der Sprotte und anderer Fischarten

Untersuchungen von Müller (1976) und Herra (1988a und b) zeigen grundsätzliche saisonale Tendenzen für die Horizontalverteilung der Sprotteier. Während Anfang April Sprotteier nur im zentralen Bornholm Becken auftreten, zeigen sich Ende April/Anfang Mai bereits hohe Konzentrationen im gesamten Bereich des Beckens mit Wassertiefen ≥ 60 m. Ab Anfang Juni treten Sprotteier auch außerhalb des Beckens in 40-60 m Tiefe auf, und ab Juli können Sprotteier, abhängig von der Vertikalverteilung, in weiten Bereichen der zentralen Ostsee angetroffen werden. Dies bedeutet, daß in den Sommermonaten eine Zehrung an Sprotteiern durch Hering und Sprott auch außerhalb des Untersuchungsgebietes stattfindet, die berechneten Tageskonsumtionen in diesen Monaten also Unterschätzungen sind.

Die von Heringen und Sprotten im Bornholm Becken pro Tag konsumierten Anzahlen an Sprotteiern lagen im März 1988 ($< 0.01 \cdot 10^{12}$ Eier) deutlich unter der entsprechenden Abundanz im Nahrungsangebot ($0.11 \cdot 10^{12}$ Eier). In den Monaten April 1991 und Mai/Juni 1990 und 1991 waren die Tageskonsumtionen ($0.8-5.3 \cdot 10^{12}$

Eier) um ein Vielfaches höher als im März 1988. Zur Einordnung dieser Konsumption muß aufgrund von fehlenden Daten über Abundanzen an Sprotteiern in diesen Monaten auf Angaben aus der Literatur zurückgegriffen werden (siehe Kapitel 6.4.2). Die auf die Fläche des Bornholm Beckens hochgerechneten Abundanzen im Mai/Juni 1971-1973, 1978-1980 und 1984 lagen bei $0.7-11.1 \cdot 10^{12}$ Eiern. Im Vergleich zu den hochgerechneten täglichen Konsumptionen von $0.8-2.0 \cdot 10^{12}$ Sprotteiern (Tagesrationen: Methode 2, Populationen: Standard VPA) deutet sich ein bedeutender Wegfraß an. Allerdings waren die hydrographischen Bedingungen Ende der 70'er Jahre aufgrund der geringen Temperaturen im Winter- und Zwischenwasser (Krenkel 1981) für die Sprotteientwicklung wesentlich ungünstiger als 1990 und 1991. In Kombination mit einem hohen Laicherbestand dürfte die Abundanz an Sprotteiern deutlich über dem angegebenen Minimalwert und vermutlich eher in der Größenordnung des maximalen Wertes ($11.1 \cdot 10^{12}$ Eier) aus dem Jahre 1984 gelegen haben.

Im Juli 1991 lagen die ermittelten Tageskonsumptionen von Hering und Sprott deutlich unter den Vormonaten ($0.2-0.4 \cdot 10^{12}$ Eier). Dieses Ergebnis erklärt sich aus relativ geringen Tagesrationen an Sprotteiern, die in diesem Monat überwiegend flacher als 50 m anzutreffen waren, also vor allem den Heringen als Nahrung nur in geringerem Umfang zur Verfügung standen. Literaturangaben zur Abundanz von Sprotteiern im Juli liegen nur für den Zeitraum 1971-73 vor (Grauman 1975). Diese Abundanzen waren um den Faktor 50 höher als die als realistisch eingestufte Konsumption im Juli 1991. Die äußerst geringen Anzahlen an konsumierten Sprotteiern im August 1991 begründen sich aus der beendeten Laichzeit der Sprotte.

Insgesamt deuten die berechneten Tageskonsumptionen auf eine substantielle Eisterblichkeit durch Kannibalismus in den Monaten April bis Juni. Der Wegfraß durch Heringe erscheint aufgrund von geringeren Tagesrationen aber vor allem reduzierten Populationen im Bornholm Becken im Frühjahr und Frühsommer eher unbedeutend. Trotz relativ hoher Populationen an Heringen im Sommer waren die Tageskonsumptionen, unabhängig von den unterschiedlichen Vertikalverteilungen der Sprotteier zu verschiedenen Probennahmeterminen, ebenfalls gering.

Ein Vergleich der als realistisch eingestuften Tageskonsumption an Flundereiern durch Hering und Sprott und dem Nahrungsangebot im März 1988 zeigte eine tägliche Konsumption von 25% der Abundanz. Im April 1991 war die Anzahl täglich gefressener Flundereier deutlich höher ($310 \cdot 10^9$ Eier), während die entsprechenden Werte im Mai/Juni 1990 und 1991 in der Größenordnung vom März 1988 lagen ($72-96 \cdot 10^9$ Eier). Zu allen Probennahmeterminen war nur der Wegfraß durch Sprotten von Bedeutung. Vergleichswerte für die Abundanzen an Flundereiern im Nahrungsangebot liegen für die Jahre 1990 und 1991 nicht vor. Die ermittelten Abundanzen im April und Mai 1988 waren mit 825 und $271 \cdot 10^9$ Eiern um den Faktor 3-4 höher als die Tageskonsumptionen in den entsprechenden Monaten der Jahre 1990 und 1991, weisen aber durchaus auf eine hohe Zehrung durch Hering und Sprott im Bornholm Becken.

Die berechneten täglich gefressenen Mengen an Seequappeneiern waren bis auf den April und Mai 1991 ($62-68 \cdot 10^9$ Eiern) zu allen berücksichtigten Terminen gering. Eigene Beobachtungen und Literaturangaben (Grauman 1975) erbrachten Abundanzen von ca. 10 Eiern pro m^2 im Mai/Juni, was einer Gesamt-Abundanz von ca. $110 \cdot 10^9$

Eiern im Bornholm Becken entspricht und somit auf eine starke Zehrung im April und Mai deutet. Da die Laichzeit von Seequappen (Grimm & Herra 1984, Kändler 1949) ausgedehnter ist als die von Flundern und im Normalfall auch von Sprotten, dürfte sich der geringe Eiwegfraß im August und im September positiv auf die Überlebensraten der Eier auswirken.

Die von Heringen und Sprotten im Bornholm Becken pro Tag konsumierten Anzahlen an Sprottlarven, abgeschätzt über eine mittlere Verdauungszeit von 2 Std., waren im März 1988, April, Mai und Juli 1991 sehr gering ($\leq 0.4 \cdot 10^9$ Larven). Höhere Anzahlen wurden von den mittels VPA abgeschätzten Beständen im August 1991 pro Tag gefressen ($2.1 \cdot 10^9$ Larven). Mit Abstand maximale Anzahlen an Sprottlarven konsumierten Heringe und vor allem Sprotten im Mai/Juni 1990 ($39.3 \cdot 10^9$ Larven). Zur Einschätzung der Bedeutung des Wegfraßes stehen nur die Abundanzen an Sprottlarven aus den Ichthyoplankton-Aufnahmen der Jahre 1987-1989 und dem Mai/Juni 1990 zur Verfügung. Dabei ist zu berücksichtigen, daß das Jahr 1987 mit extrem niedrigen Temperaturen im Winter- und späteren Zwischenwasser im Gegensatz zu 1990 und 1991 ungünstige Bedingungen für die erfolgreiche Entwicklung der Sprotteier bot (siehe Kapitel 6.4.2) und daher nicht vergleichbar ist. Die Abundanz an Sprottlarven im März 1988 ($3.8 \cdot 10^9$ Larven) lag um mehrere Größenordnungen höher als die Tageskonsumption. Im April 1988 und 1989 betrugen die Abundanzen 11 bzw. $719 \cdot 10^9$ Sprottlarven. Der große Unterschied zwischen den beiden Jahren erklärt sich z.T. aus dem Termin der Plankton-Aufnahme Anfang April 1988 im Vergleich zu Ende April 1989. Mitte Mai 1988 war die Abundanz auf $525\text{-}626 \cdot 10^9$ Sprottlarven angestiegen, während sie Ende Mai 1989 bei $996 \cdot 10^9$ Larven lag. Im Vergleich zu diesen Abundanzwerten waren die Tageskonsumptionen durch Hering und Sprott sowohl im April als auch im Mai 1991 äußerst gering ($\leq 0.1 \cdot 10^9$ Larven). Vergleicht man die Größenordnungen der Abundanzen im Juni/Juli 1988 und 1989 (89 bzw. $235 \cdot 10^9$ Larven) mit der Tageskonsumption im Juli 1991, so ist auch diese Zehrung ($0.4 \cdot 10^9$ Larven) als unbedeutend einzustufen. Die maximale Tageskonsumption im Mai/Juni 1990 lag bei 2% der Abundanz im Nahrungsangebot ($2072 \cdot 10^9$ Larven). Diese im wesentlichen durch Sprotten verursachte höhere Konsumption erklärt sich aus der im Vergleich zu anderen Monaten unterschiedlichen Vertikaleinordnung der Sprottlarven mit maximalen Abundanzen in 75 m Tiefe. Der Wegfraß von Sprottlarven durch Heringe im August 1991 war zwar deutlich geringer als durch Sprotten im Mai/Juni 1990, erreichte aber 19% des Abundanzwertes aus dem August 1988 ($11.1 \cdot 10^9$ Larven) und betrifft vor allem größere Larven. Da eine Bearbeitung der Ichthyoplankton-Aufnahme aus dem August 1991 noch aussteht und auch weitere Vergleichswerte aus früheren Jahren nicht zur Verfügung stehen, läßt sich zur Bedeutung dieser Zehrung derzeit keine gesicherte Aussage machen. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß der Wegfraß von Sprottlarven durch Heringe und Sprotten in der Regel von untergeordneter Bedeutung ist. Eine Erklärung ist die unterschiedliche Vertikaleinordnung von Räuber und Beute. Allerdings wurden frisch geschlüpfte bzw. junge Sprottlarven in stärkeren Maße von Sprotten gefressen, wenn sie in hohen Abundanzen unterhalb der Halokline vorkamen (Mai/Juni 1990).

Heringe ignorieren diese hohen Konzentrationen an kleinen Larven und bevorzugten statt dessen größere Sprottlarven, die vor allem in den frühen Morgenstunden in den Mägen auftraten (August, siehe Kapitel 6.4.2). Dieses deutet auf einen Wegfraß im Verlauf der Vertikalwanderung aus der oberen in die untere Wassersäule während der Morgendämmerung hin.

Flunderlarven wurden nur im März 1988 und Mai/Juni 1990 in Sprottmägen und im Mai 1988 in Heringsmägen identifiziert. Sie waren dabei nur in Einzelexemplaren vertreten. Seequappenlarven wurden weder in Herings- noch in Sprottmägen festgestellt.

Jungfische von Sprotten wurden nur in Heringsmägen aus dem August 1988 und 1991 angetroffen. Relativ hohe Anzahlen (0.2 pro Magen) traten dabei auf den Stationen auf, wo Heringe auch höhere Anzahlen an Sprottlarven in den Mägen aufwiesen. Die für den August 1991 ermittelte Tageskonsumtion lag bei $0.6 \cdot 10^9$ Jungfischen. In Relation zu den mittels MSVPA für die Subdiv. 25-28 ermittelten 0-Gruppen Anzahlen zu Beginn des 3. Quartals 1991 ($47 \cdot 10^9$) erscheint dieser Wert nicht unbedeutend, vor allem wenn man von einer Unterschätzung des Sprottanteils in den Mägen ausgeht (siehe Kapitel 6.8.2) und 0-Gruppen Sprotten im gesamten Bereich der zentralen Ostsee als Nahrung von Heringen zur Verfügung stehen. Allerdings ist die aus der MSVPA ermittelte Anzahl an 0-Gruppen sensitiv gegenüber der Festsetzung des Terminal-F Wertes der Altersklasse 1 im Jahr 1992 (siehe Kapitel 6.8.2) und der angenommenen Residual-Mortalität und ist damit nicht abgesichert.

6.9 Abhängigkeit der Rekrutierung des Dorsches von Populationsgrößen der Bruträuber Hering und Sprott

Die signifikanten negativen Korrelationen zwischen Rekrutierungserfolg des Dorschbestandes und den Bestands- bzw. Populationsgrößen an Hering und Sprott in der zentralen Ostsee und im Bornholm Becken im Zeitraum 1977-1991 können aufgrund von Unsicherheiten über die wirkenden Kausalzusammenhänge nicht als Nachweis einer hohen räuberbedingten Sterblichkeit von Jugendstadien des Dorsches gewertet werden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die positiven Bestandsentwicklungen vor allem der Sprotte in der zentralen Ostsee und im Bornholm Becken eine Folge der geringeren Zehrung durch den reduzierten Dorschbestand ist. Damit wäre die positive Bestandsentwicklung eine Auswirkung des zurückgegangenen Rekrutierungserfolges des Dorsches und nicht ihre Ursache. Rückkopplungsmechanismen, d.h. eine Verschärfung des Rekrutierungsausfalles durch eine ansteigende räuberbedingte Sterblichkeit sind dabei natürlich nicht ausgeschlossen. Ein bedeutender Teil der Variabilität in der Größe der Sprottbestände ist auf den variierenden Reproduktionserfolg dieser Fischart zurückzuführen, und somit ist die Populationsentwicklung zumindest z.T. unabhängig von der Zehrung durch den Dorschbestand.

Für die Populationen im Bornholm Becken im 3. Quartal lassen sich keine größeren Schwankungen im Laufe der Zeitserie aufzeigen und können somit als Erklärung für den Ausfall der Rekrutierung des Dorsches ausgeschlossen werden. Aufgrund der

Korrelation der Rekrutierung des Dorsches und Populationen von Hering und Sprott

geringeren Abundanz an Sprotten und den für beide Arten festgestellten geringen Tagesrationen an Dorscheiern zum Ende der Laichsaison erscheint dieses Ergebnis plausibel.

7 Zusammenfassende Diskussion zum Einfluß von Hering und Sprott auf die Sterblichkeit früher Jugendstadien des Dorsches

Der in der vorliegenden Studie festgestellte und für ausgewählte Probennahmetermine quantifizierte Wegfraß von Eiern des Dorsches durch Hering und Sprott hat offensichtlich einen bedeutenden Einfluß auf die Überlebensraten von Dorscheiern. Vor allem die Zehrung durch Sprotten in den ersten Monaten der Laichzeit ist erheblich. Dies erklärt sich aus der im Vergleich zum Hering großen Räuberpopulation an Sprotten im Bornholm Becken und möglicherweise einem begrenzten Nahrungsangebot an Mesozooplankton zu dieser Jahreszeit. In den Sommermonaten verliert die Konsumtion durch Sprotten an Bedeutung, da offensichtlich statt Copepoden und Fischeiern bevorzugt Cladoceren selektiert werden. Diese Negativ-Selektion von Fischeiern steht in Zusammenhang mit einer flacheren Vertikaleinordnung der Sprotten in Wassertiefen, in denen hohe Abundanzen an Cladoceren (Müller & Zuzarte 1989, Waldmann 1959) aber kaum Dorscheier (Müller & Bagge 1984, Wieland 1988) vorhanden sind. Weiterhin reduziert eine Auswanderung der Sprotten in flachere Bereiche der zentralen Ostsee nach Beendigung der Laichzeit die Räuberpopulation im Bornholm Becken. Gegenläufig zur Situation beim Sprott erhöht sich der Wegfraß an Eiern des Dorsches durch Heringe im Frühsommer durch die Einwanderung der Frühjahrs-laicher in das Freßgebiet des Bornholm Beckens. Eine ausgeprägte Änderung in der Nahrungspräferenz in den Sommermonaten konnte für den Hering nicht festgestellt werden. So wurden ab Mai zwar verstärkt Cladoceren aufgenommen, aber Copepoden bildeten zu allen Probennahmeterminen die Hauptnahrung und auch Fischeier konnten in relativ hohen Anzahlen bis einschließlich Juli festgestellt werden. Die für den Hering berechneten Tageskonsumtionen im Juli lagen allerdings deutlich unter den für Sprotten im April bis Juni abgeschätzten Werten. Durch die positive Selektion von älteren Eistadien, entsprechend ihrer besseren Sichtbarkeit, ist jedoch auch diese Zehrung von Bedeutung für den endgültigen Entwicklungserfolg der Dorscheier. Nur im August waren die täglich von den Herings- und Sprottpopulationen konsumierten Anzahlen an Dorscheiern sehr gering.

Im Vergleich zu den für April 1991 sowie Mai/Juni 1990 und 1991 abgeschätzten Tageskonsumtionen durch Hering und Sprott waren die Abundanzen an Dorscheiern aus den parallelen Ichthyoplankton-Aufnahmen (Wieland in Vorb.) und die Tagesproduktionen des jüngsten Entwicklungsstadiums der Eier sehr niedrig. Ausgehend von der als realistisch eingestuften Minimumschätzung der Populationsgrößen mittels VPA und der nach Methode 2 bestimmten Tagesrationen lagen die Konsumtionen in der Größenordnung der Abundanzen im Nahrungsangebot und weit über den entsprechenden Tagesproduktionen. Dies erklärt sich wahrscheinlich aus einer Kombination von einer Überschätzung der Populationsgrößen an Sprotten, Unterschätzung der Abundanz an

Dorscheiern durch die Ichthyoplankton-Aufnahmen und Verwendung einer zu niedrigen Eisterblichkeit innerhalb des ersten Entwicklungsstadiums zur Abschätzung der Tagesproduktion (siehe Kapitel 6.8.2). Auch eine zu hohe Tagesration, vor allem bedingt durch eine Überschätzung des Anteils an Dorscheiern am Mageninhalt, kann nicht ausgeschlossen werden.

Durch die zumeist unzureichende Abdeckung des Laichgebietes im Jahr 1988 ist der Einfluß der hydrographischen Verhältnisse auf den Umfang der Zehrung von Eiern des Dorsches durch Hering und Sprott schwierig zu beurteilen. Höhere Sauerstoffkonzentrationen im Bodenwasser im Jahr 1991 wirkten sich nicht auf die allgemeine Zusammensetzung der Nahrung von Hering und Sprott aus. Die mittlere Anzahl an Dorscheiern pro Magen war im Jahr 1988 durchschnittlich geringer als 1991. Eine Ausnahme bildete der April 1988 mit sehr hohen mittleren Anzahlen in Sprottmägen. Im Juli 1988 ist die geringere Anzahl an Dorscheiern in den Mägen von Herings auf eine geringere Abundanz an Dorscheiern im Plankton im Vergleich zum Juli 1991 zurückzuführen. Zu den anderen Probennahmeterminen lagen die Abundanzen im Bornholm Becken in gleicher Größenordnung, wobei im Jahr 1988 zu diesen Terminen jedoch keine Gebiete mit hohen Eikonzentrationen erfolgreich beprobt werden konnten.

Die Verschiebung des Höhepunktes in der Laichaktivität des Dorsches von April/Mai 1987/1988 auf den Juni/Juli 1991/1992 (Wieland in Vorb.) dürfte sich aufgrund der im Juli und vor allem August deutlich reduzierten Zehrung an Dorscheiern positiv auf die Eisterblichkeit ausgewirkt haben. Dies stimmt mit Ergebnissen von Zählungen an Tagesringstrukturen in Otolithen von 0-Gruppen Dorschen überein, die zeigten, daß ein Großteil der überlebenden Jungfische im Jahr 1991 aus spät in der Laichsaison geschlüpften Kohorten stammte (Anon. 1993e). In den Jahren 1987 und 1988 dürfte der Wegfraß an Dorscheiern zum Höhepunkt der Laichaktivität im April/Mai höher gewesen sein als 1991. Allerdings waren die hydrographischen Verhältnisse für eine erfolgreiche Eientwicklung in diesen Jahren ungünstiger (Bagge 1993). Unabhängig von der Zehrung durch Bruträuber kann demzufolge von einer hohen Eisterblichkeit durch geringe Sauerstoffkonzentrationen im Bodenwasser ausgegangen werden (Ohldag et al. 1991, Wieland et al. in Druck). Im Gegensatz dazu erlaubten die Sauerstoffkonzentrationen im Jahr 1991 in weiten Bereichen des unteren Zwischen- und Bodenwassers eine erfolgreiche Eientwicklung während der gesamten Laichzeit (Bagge 1993, Plikshs et al. 1993). Demzufolge dürfte der Eiwegfraß durch Sprotten in den Monaten April bis Juni die Eisterblichkeit nachhaltig beeinflußt haben und so möglicherweise die entscheidende Ursache für den geringen Reproduktionserfolg trotz verbesserter hydrographischer Bedingungen (Wieland in Vorb.) sein. Auch ein Eiwegfraß durch andere Bruträuber erscheint möglich, wobei jedoch nur Medusen in den Sommermonaten Juli und August als Räuber von übergeordneter Bedeutung in Frage kommen (Margonski et al. in Vorb.). Wahrscheinlicher ist, daß andere Sterblichkeitsursachen, wie z.B. der Befall durch Parasiten (Pedersen et al. 1993) und Belastung mit halogenierten Kohlenwasserstoffen (Larsson in Druck) den Entwicklungserfolg von Dorscheiern beeinträchtigten. Dies wird durch die Tatsache bestätigt, daß der maximale Schlupferfolg von Eiern des Dorsches aus der zentralen Ostsee selbst

unter optimalen Bedingungen in Laborexperimenten nur ca. 30% beträgt (Nissling & Westin 1991, Ohldag et al. 1991, Wieland et al. in Druck).

Eine überdurchschnittliche Rekrutierung des Dorsches in der zentralen Ostsee setzt vermutlich günstige hydrographische Bedingungen in mehr als einem der traditionellen Laichgebiete voraus (Uzars et al. 1991). Inwieweit der seit 1988 in der zentralen Ostsee drastisch angestiegene Sprottbestand einen Reproduktionserfolg durch hohe Zehrungsraten an Dorscheiern verhindern kann, läßt sich auf Basis der vorliegenden Ergebnisse kaum voraussagen. Auch die durchgeführten Korrelationsanalysen zwischen der Rekrutierung des Dorsches und Populationsgrößen an Sprotten in der zentralen Ostsee können dafür kaum verwendet werden. Die Analyse von Datensätzen aus der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott erbrachte keine Hinweise auf eine bedeutende Zehrung an Dorscheiern durch Hering und Sprott im Gotland Becken, auch bei für die Eientwicklung günstigeren hydrographischen Bedingungen Ende des vorletzten und zu Beginn des letzten Jahrzehntes. Zu erklären ist dies möglicherweise aus einer flacheren Einordnung der Räuber im Vergleich zur Beute (Plikshs pers. Mitt.).

Die täglich von einzelnen Heringen und Sprotten im Bornholm Becken konsumierten Anzahlen an Dorschlarven waren in der Regel sehr gering. Eine Ausnahme ist die Tagesration durch Heringe im August 1991, einem Monat mit außergewöhnlich hohen Abundanzen an Dorschlarven im Plankton (Grønkjaer in Vorb.). Die Tageskonsumption durch die Heringspopulation lag auch zu diesem Termin nur bei 2% der Abundanz. Die niedrigen Wegfraßraten von Dorschlarven durch Hering und Sprott sind auf eine unterschiedliche Vertikaleinordnung von Räuber und Beute zurückzuführen. Dorschlarven konzentrieren sich in 20-40 m Wassertiefe. Lediglich frisch geschlüpfte und geschädigte, ältere Larven, die den Aufstieg in die obere Wassersäule nicht bewältigen (Wieland & Zuzarte 1991, Grønkjaer in Vorb.), verbleiben unterhalb der Halokline, wo sie als Nahrung von Hering und Sprott zur Verfügung stehen. Ein begrenzter Wegfraß an älteren Larven oberhalb der Halokline ist nur während der Vertikalwanderung aus oder in die obere Wassersäule im Verlauf der Dämmerungsphasen möglich und konnte bei Heringen im August 1991 nachgewiesen werden. Es wurden dabei zumeist ältere Larven und 0-Gruppen Individuen gefressen. In den Sprottmägen aus den gleichen Schleppnetzfängen konnten weder Larven noch 0-Gruppen Individuen identifiziert werden. Offensichtlich waren die vorhandenen Larven und Jungfische aufgrund ihrer Größe als Nahrung für Sprotten ungeeignet. Generell wurden Fischlarven in größeren Anzahlen von Sprotten nur konsumiert, wenn sie in geeigneter Größe in vergleichsweise hohen Konzentrationen im Nahrungsangebot vorhanden waren. Ein Beispiel dafür ist die außergewöhnlich hohe Tagesration an Fischlarven im Mai/Juni 1990. Es wurden hier kleine Sprottlarven, die in hohen Konzentrationen unterhalb der Halokline anzutreffen waren (Wieland & Zuzarte 1991), gefressen. Neben den Sprottlarven wurden in geringem Umfang auch Larven des Dorsches konsumiert. Dies resultierte in der maximalen Tageskonsumption an Dorschlarven durch die Sprottpopulation, die 36-50% der Abundanz im Nahrungsangebot und ca. 1-2% der gesamten Saisonproduktion an im Bornholm Becken schlüpfenden Larven (Wieland in Vorb.) ausmachte. Heringe aus den gleichen Schleppnetzfängen wiesen keine Fisch-

larven in den Mägen auf, was aus der Präferenz zu größeren Larven (Fuiman 1989), die nicht im Nahrungsangebot vorhanden waren, zu erklären ist. Die beschriebene Situation im Mai/Juni 1990 kann jedoch als Ausnahme gelten, da vergleichbar hohe Konzentrationen an Sprottlarven als auslösender Faktor für den Wegfraß an Dorschlarven während der durchgeführten Vertikal-Aufnahmen unterhalb der Halokline zu keinem anderen Termin angetroffen wurden (Wieland & Zuzarte 1991, Grønckjaer in Vorb.).

Unabhängig von diesen Beobachtungen zum Wegfraß von Fischlarven durch Hering und Sprott muß klar zum Ausdruck gebracht werden, daß die in der Literatur angegebene sehr kurze Verdauungszeit von kleinen Fischlarven (Balfoort 1984, Christensen 1983, Hunter & Kimbrell 1980) die erzielten Ergebnisse möglicherweise entscheidend beeinflußt. Andererseits wurde keine Abhängigkeit von Larvenanzahlen in den Mägen von Sprotten und der Einsatzdauer der Fanggeräte festgestellt. Eine mögliche Erklärung hierfür ist die regelmäßig in den Hälterungsexperimenten beobachtete und bereits von Lockwood (1980) beschriebenen Verdauungsverzögerung. Weiterhin ist die Verdauungsgeschwindigkeit von Fischlarven von der Zusammensetzung der gesamten Nahrung abhängig. Die Verdauung wird durch die Präsenz von schwerer verdaubaren Nahrungspartikeln des Mesozooplanktons deutlich verzögert (Balfoort 1984, Christensen 1983). Selbst wenn aus diesen Gründen eine wesentliche Unterschätzung der mittleren Anzahlen an Fischlarven in den Mägen von Hering und Sprott unwahrscheinlich ist, wird die Artzuordnung durch den überwiegend fortgeschrittenen Verdauungszustand erheblich erschwert. Da nur geringe Anzahlen an Dorschlarven in den Mägen identifiziert wurden, ist die Sensitivität der ermittelten Tageskonsumptionen auf Fehlbestimmungen einzelner Larven entsprechend hoch.

Bedingt durch die Strömungsverhältnisse im Bornholm Becken ist eine Verdriftung von Fischlarven aus dem Untersuchungsgebiet durchaus möglich (Grauman 1976, Herra 1988a). Somit werden sowohl die Tageskonsumptionen als auch die Abundanzen an Fischlarven im Untersuchungsgebiet unterschätzt. Die durchgeführte erste Analyse der Mageninhaltsangaben aus der internationalen Datenbank erbrachte allerdings keine Hinweise auf einen bedeutenden Wegfraß an Dorschlarven in anderen Gebieten der zentralen Ostsee. Da Datensätze aus den Jahren 1977-1981 mit hohen Abundanzen an Dorschlarven in den östlicheren Laichgebieten (Plikshs et al. 1993) in dieser Analyse berücksichtigt wurden, kann die sehr geringe Präsenz in den Mägen von Hering und Sprott in den Subdiv. 26, 28 und 29 nicht auf ein Fehlen von Dorschlarven im Plankton zurückgeführt werden.

Neben der insgesamt als gering einzustufenden Konsumption von Dorschlarven durch Hering und Sprott ist ein Wegfraß durch andere Bruträuber, wie Scyphomedusen (Fraser 1969) und womöglich auch pelagischen 0-Gruppen Fischen (Øiestad 1985), durchaus denkbar. Da diese potentiellen Räuber in höheren Abundanzen erst gegen Ende der Laichzeit des Dorsches auftreten (siehe Kapitel 3), könnten nur spät schlüpfende bzw. ältere Larven von dieser Zehrung betroffen sein.

Die Abschätzungen der jährlichen Produktionen an schlüpfenden Dorschlarven auf Basis der Saisonproduktionen von Eiern und Sterblichkeitsraten während der Eiphasse (Wieland in Vorb.) ergeben, verglichen mit den mittels MSVPA geschätzten Anzahlen

an überlebenden 0-Gruppen Dorschen, Gesamtsterblichkeiten von mindestens 99% während der Larvalphase. Selbst wenn eine Unterschätzung der 0-Gruppen Abundanzen durch die MSVPA durchaus möglich erscheint, deutet sich eine extrem hohe Larvalsterblichkeit an, die durch den Wegfraß von Hering und Sprott keinesfalls erklärt werden kann. Andere Sterblichkeitsursachen, wie die z.T. sehr geringen Sauerstoffkonzentrationen im Aufenthaltsbereich der frisch geschlüpften Larven (Nissling 1993, Wieland & Zuzarte 1991) und geringere Eiquantitäten durch zunehmende Schadstoffbelastung (Larsson in Druck), dürften von größerer Bedeutung sein. Jungfische des Dorsches wurden in Heringsmägen aus dem Bornholm Becken lediglich im August 1991 in geringer Anzahl (2 Individuen) identifiziert. 0-Gruppen Individuen anderer Arten wurden von Heringen ebenfalls nur selten in den Sommermonaten Juli, August und im Oktober gefressen. Juvenile Heringe und Sprotten fraßen entsprechend ihrer Größen-Präferenz in der Regel keine Klein-Fische. Diese Ergebnisse wurden durch die Analyse von Datensätzen aus der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott für andere Gebiete der zentralen Ostsee bestätigt. Im Gegensatz zu Jungfischen konnten Grundeln in höheren Anzahlen in Mägen von Heringen identifiziert werden, die mit Grundschleppnetzen bzw. pelagischen Schleppnetzen in flacheren Bereichen des Bornholm Beckens im März, April und September gefangen wurden. In der Literatur wird von einer hohen Zehrung an Grundeln durch Heringe in den flacheren Bereichen der Ostsee im Herbst und Winter berichtet (Lohmeyer & Hempel 1977, Popiel 1951, Ostrowski & Mackiewicz 1992, Ostrowski 1993). Auch in der Nordsee dienten Klein-Fische, vor allem 0-Gruppen Sandaale, in Gebieten mit hohen Abundanzen in größerem Umfang Heringen als Nahrung (Hardy 1924, Last 1989, Ogilvie 1934, Savage 1937). Dies weist daraufhin, daß Klein-Fische durchaus als Nahrung von Heringen geeignet sind. Der geringe Wegfraß an 0-Gruppen Individuen im Bornholm Becken läßt sich nur aus einem geringen Angebot im Vergleich zu anderer geeigneterer Nahrung erklären. Das geringe Angebot ist wiederum auf die unterschiedliche vertikale Einordnung von Räuber und Beute, analog zu den Fischlarven, aber auch auf die Verdriftung der älteren Larven und der pelagischen Jungfische aus dem Bornholm Becken in die flacheren Aufwuchsgebiete (Bagge 1981, Lindquist 1971) zurückzuführen. Da die Mageninhaltsdaten in der internationalen Datenbank z.T. auf Probennahmen in flacheren Gewässern basieren, erscheint ein bedeutender Wegfraß durch Heringe in diesen Aufwuchsgebieten ebenfalls unwahrscheinlich. Dies bestätigen die Ergebnisse von Mageninhaltsanalysen anderer Autoren (Hinrichs 1985, Popiel 1951). Eine mögliche Erklärung ist ein ausreichendes Nahrungsangebot an Mesozooplankton im Sommer und an Makrozooplankton, vor allem Mysidaceen, im Spätsommer und Frühherbst. Jungfische sind aufgrund ihrer relativ geringen Abundanz als Nahrung von untergeordneter Bedeutung. Erst im Spätherbst und Winter, bei eintretender Nahrungslimitierung, werden verstärkt Klein-Fische aufgenommen. Aufgrund ihrer dann bereits größeren Länge kommen 0-Gruppen Individuen als Nahrung dann allerdings kaum noch in Betracht. So dürfte die im Mittel von Heringen zu bewältigende Maximalgröße an Fischen bei ca. 5-6 cm liegen (Daan 1976, Lohmeyer & Hempel 1977, Ogilvie 1934).

8 Zusammenfassung

Im Rahmen einer Fallstudie zur Rekrutierung des Dorsches im Bornholm Becken wurde in der vorliegenden Arbeit der Einfluß von Hering und Sprott auf die Sterblichkeit früher Jugendstadien von Dorsch und Sprott untersucht. Anlaß der Studie war eine drastische Reduktion des Aufwuchserfolges des Dorsches in der zentralen Ostsee seit Beginn des letzten Jahrzehntes. Als Folge des daraus resultierenden Zusammenbruches des Dorschbestandes reduzierte sich die Zehrung an Hering und Sprott. Dies hatte eine ausgeprägte positive Entwicklung des Sprottbestandes zur Folge. Zwar sind andere potentielle Bruträuber im Bornholm Becken durchaus vertreten, dürften aber, wegen ihrer im Vergleich zu Hering und Sprott geringen Abundanzen zur Laichzeit des Dorsches, als Räuber von untergeordneter Bedeutung sein (siehe Kapitel 3). Das Bornholm Becken wurde als Untersuchungsgebiet ausgewählt, weil es derzeit das einzige Laichgebiet des Dorsches in der zentralen Ostsee ist, in dem die hydrographischen Bedingungen eine erfolgreiche Eientwicklung ermöglichen. Die Mageninhaltsanalysen konzentrierten sich im wesentlichen auf die Laichsaison von März bis August und auf die Jahre 1988 und 1991. Während das Jahr 1988 noch in die Stagnationsperiode des letzten Jahrzehntes fällt, konnte im Jahr 1991 erstmalig wieder ein nennenswerter winterlicher Einstrom von salzhaltigem Wasser mit hoher Sauerstoffkonzentration aus der westlichen Ostsee in das Bornholm Becken beobachtet werden.

Mesozooplankton dominierte in den Mageninhalten von Hering und Sprott von April bis August. Lediglich im März 1988 wurden von Heringen vornehmlich Mysidaceen gefressen. Copepoden bildeten den Hauptbestandteil der Nahrung beider Arten. Die zweite wichtige taxonomische Großgruppe des Mesozooplanktons waren Cladoceren, die ab Mai in größeren Gewichtsanteilen in der Nahrung auftraten und bei Sprotten im August die wichtigste Nahrungskomponente stellten. Der Gewichtsanteil der taxonomischen Großgruppe Pisces war beim Hering mit maximal 5% gering. Für den Sprott lagen die entsprechenden Gewichtsanteile mit maximal 25% deutlich höher und bildeten in den ersten Monaten der Laichzeit von Dorsch und Sprott die zweitwichtigste Nährtiergruppe.

Ein genereller Unterschied in der Zusammensetzung der Nahrung konnte für die beiden Jahre 1988 und 1991 nicht festgestellt werden. Auch im Juli 1987 (nur Heringe bearbeitet) und im Mai/Juni 1990 entsprach die Zusammensetzung dem beschriebenen Schema.

Die Zusammensetzung der Nahrung war weitgehend unabhängig von der Räuberlänge. Für Heringe wurde mit zunehmender Länge lediglich eine Tendenz zu abnehmenden Gewichtsanteilen an Cladoceren und zunehmenden Anteilen an Makrozooplankton und Pisces festgestellt. Für Sprotten war eine Zunahme der Gewichtsanteile an Cladoceren und Pisces mit zunehmender Räuberlänge zu beobachten.

Der Vergleich von Mageninhalten und Nahrungsangeboten im Mesozooplankton auf Grundlage der Daten aus dem HELCOM Monitoring-Programm deutet auf eine positive Selektion von Cladoceren durch Heringe und stärker noch durch Sprotten in den Sommermonaten. Copepoden wurden von Heringen in der Regel entsprechend ihrer Abundanz im Nahrungsangebot aufgenommen, während Sprotten Copepoden ab Mai zugunsten von Cladoceren negativ selektierten. Die ausgeprägte Selektion der ab Juli im Plankton der oberen Wassersäule in hohen Abundanzen vorkommenden Cladoceren durch Sprotten war gekoppelt an eine im Laufe des Sommers zunehmend flachere Vertikaleinordnung der Sprotten.

Die geringe Bedeutung des Makrozooplanktons als Nahrung des Herings im Vergleich zu anderen Seegebieten der Ostsee erklärt sich aus dem geringen Nahrungsangebot an Mysidaceen und Amphipoden im Bornholm Becken. Dabei dürfte die hohe Empfindlichkeit dieser Beutegruppe gegenüber geringen Sauerstoffkonzentrationen im Bodensee (Välipakka 1990, Sarvala 1986) die entscheidende Ursache für die niedrigen Abundanzen sein.

Die Mageninhalte an Fischeiern zeigten eine linksschiefe Verteilung mit hohen Häufigkeiten an relativ geringen Eianzahlen, z.T. hohen Anzahlen an Mägen ohne Fischeier und wenigen Mägen mit sehr hohen Mageninhalten. Die höchsten Eianzahlen wurden zumeist in den Mägen größerer Fische beobachtet und erreichten maximale Werte von 510 und 840 Fischeiern pro Herings- bzw. Sprottmagen. Maximale mittlere Anzahlen traten in Heringsmägen im Mai 1991 (32 Eier pro Magen) und in Sprottmägen in der Regel von April-Juni (28-55 Eier pro Magen) auf. Im März und Juli wurden in den Mägen beider Fischarten nur mittlere (3-14 Eier pro Magen) und im August geringe Werte (< 3 Eier pro Magen) festgestellt.

Mittlere Anzahlen an Fischeiern in den Mägen beider Räuberarten waren überwiegend signifikant negativ korreliert mit der Menge an konsumierten Cladoceren. Ab Mai wurden also von einzelnen Heringen und Sprotten entweder größere Mengen Fischeier oder Cladoceren aufgenommen. Im Gegensatz dazu waren die Mageninhalte an Copepoden und Fischeiern zu den meisten Probennahmeterminen signifikant positiv korreliert. Beide Nahrungstaxa wurden also zusammen konsumiert.

Die Anteile der bis zur Art identifizierbaren Fischeier lagen beim Hering deutlich höher (5-82%) als bei der Sprotte (1-4%). Die Anteile unterschiedlicher Arten stimmten in der Regel mit dem Nahrungsangebot an Eiern unterhalb der Halokline, als Aufenthaltsort beider Räuber während der täglichen Freßperiode, überein. Im März/April (Höhepunkt der Laichaktivität der Flundern) waren die Anzahlen konsumierter Flundereier hoch und die Anteile an Dorscheiern (Beginn der Laichsaison des Dorsches) zumeist gering. Im Mai/Juni (Höhepunkt der Laichaktivität der Sprotten) wurden von Hering und Sprott überwiegend Sprotteier aufgenommen. Ab Juli konnten in Heringsmägen hohe Anteile an Dorscheiern identifiziert werden, während Eier anderer Arten nur in geringen Anzahlen auftraten. Dies erklärt sich aus der im Mai

beendeten Laichzeit der Flundern und einer reduzierten Laichaktivität der Sprotten, bzw. einer flacheren Vertikaleinordnung der Sprotteier im Vergleich zu Dorscheiern. Entsprechend ihrer flacheren Vertikaleinordnung konsumierten Sprotten im Juli hauptsächlich Sprotteier, während im August, aufgrund des geringeren Angebotes im bevorzugten Aufenthaltsbereich und der Positiv-Selektion von Cladoceren, kaum noch Fischeier gefressen wurden.

Für den Hering konnte aus Vergleichen des mittleren Nahrungsangebotes und mittlerer Mageninhalte keine gesicherte positive Selektion von Fischeiern festgestellt werden, während Sprotten in den Monaten April-Juni Eier eindeutig positiv selektierten. Die mittlere Anzahl Fischeier in Relation zur insgesamt aufgenommenen Nahrung war in Sprottmägen um den Faktor 4-28 höher als beim Hering. Lediglich juvenile Heringe (8-14 cm Länge) wiesen gleiche Größenordnungen an Eimengen in Relation zum Gesamt-Mageninhalt auf, hatten also ähnlich hohe Präferenzen zu Fischeiern als Nahrung wie Sprotten.

Eine Selektion von Fischeiern verschiedener Arten konnte in der vorliegenden Studie nicht eindeutig nachgewiesen werden. Eine Bevorzugung älterer Entwicklungsstadien durch Hering und Sprott, höchstwahrscheinlich aufgrund ihrer besseren Sichtbarkeit, wurde durch Vergleiche der prozentualen Anteile unterschiedlicher Entwicklungsstadien in-situ und in den Mägen sowohl für Dorsch- als auch für Sprotteier aufgezeigt.

Die mittlere Anzahl an Fischlarven in Herings- und Sprottmägen aus Probennahmen während der täglichen Freßperiode unterhalb der Halokline war zu allen Terminen gering. Relativ hohe Anzahlen wurden im August 1991 mit 0.3 Larven pro Heringsmagen und im Mai/Juni 1990 mit 0.7 Larven pro Sprottmagen ermittelt. Während die meisten Heringe und Sprotten entweder keine oder einzelne Fischlarven gefressen hatten, konsumierten vereinzelt Räuber hohe Anzahlen (max. 117 Larven pro Sprottmagen). Dies weist auf eine Spezialisierung einzelner Individuen auf Larven als Beute.

Insgesamt wurden in den 4975 und 3806 analysierten Herings- bzw. Sprottmägen aus Tages- und Nachtfängen lediglich 4 bzw. 5 Dorschlarven identifiziert. Der Anteil der bis zur Art bestimmten Larven lag in den Tagesfängen im Mittel bei 34 und 49% in Herings- bzw. Sprottmägen, wobei 88 bzw. 89% der identifizierten Larven Sprott- und 10 bzw. 2% Dorschlarven waren. Dies entsprach weitgehend der mittleren Zusammensetzung der Arten im Nahrungsangebot.

Eine ausgeprägte nächtliche Zehrung an Fischlarven durch Hering und Sprott (außerhalb der täglichen Freßperiode) in der oberen Wassersäule (als bevorzugtes Aufenthaltsgebiet von Larven der meisten Arten) konnte nicht beobachtet werden. Bis zur Art identifizierbare Larven traten in den Tagesfängen häufiger auf.

Hinweise auf eine mögliche substantielle Unterschätzung der bestimmten mittleren Anzahlen an Fischlarven in den Mägen von Hering und Sprott durch sehr kurze Verdauungszeiten und einen fortgesetzten Verdauungsprozeß im Verlauf der Probennahme und -bearbeitung konnten nicht festgestellt werden. Die Anzahl an Larven und der Anteil der bis zur Art identifizierbaren Larven in Sprottmägen war bei kürzeren Einsatzzeiten der Schleppnetze nicht signifikant höher. Mögliche Erklärungen hierfür sind die in den Hälterungsexperimenten beobachteten Verzögerungen in der Verdauungszeit als Reaktion auf den Fang- und Handhabungsstress sowie eine verlangsamte Verdauung durch die hohen Gewichtsanteile an schwerer verdaubaren Nahrungspartikeln.

Sprotten konsumierten nur kleine Fischlarven (< 10 mm), während Heringe zwar Larven aller Größen fraßen, aber größere Larven bevorzugt aufnahmen (65% der Larven waren ≥ 10 mm). Fischlarven traten in Mägen von Heringen ab 18 cm Länge auf. Sprotten konsumierten Larven schon ab 13 cm Körperlänge, wobei die mittlere Anzahl pro g Mageninhalt bei Sprotten um den Faktor 10 höher war als bei Heringen.

Hering und Sprott zeigten eindeutig eine Bevorzugung von Eiern gegenüber Larven als Nahrung. Dies erklärt sich in erster Linie aus einer unterschiedlichen Vertikaleinordnung beider Beutegruppen. Während Dorsch, Flunder- und Seequappeneier überwiegend unterhalb der Halokline anzutreffen waren, und nur Sprotteier zu bestimmten Terminen flacher auftraten, zeigten Fischlarven aller Arten maximale Konzentrationen in den obersten 40 m der Wassersäule. Lediglich frisch geschlüpfte und geschädigte, ältere Larven, die die Vertikalwanderung in die obere Wassersäule nicht bewältigen (Wieland & Zuzarte 1991), stehen Heringen und Sprotten als Nahrung unterhalb der Halokline zur Verfügung. Kleine Larven wurden in größerem Umfang lediglich von Sprotten als Nahrung genutzt, wenn sie in hohen Abundanzen im Nahrungsangebot vorkamen. Im Mai/Juni 1990 wurde eine Anzahl an Dorschlarven mitgefressen, was zu vergleichsweise hohen mittleren Anzahlen in Sprottmägen führte.

Klein-Fische wurden von Heringen, aber kaum von Sprotten konsumiert. Insgesamt konnten in 6838 Heringsmägen aus den Monaten März bis Oktober lediglich 2 Jungfische des Dorsches identifiziert werden. 0-Gruppen Individuen anderer Arten traten ebenfalls nur in geringen Anzahlen in den Sommermonaten auf. Häufiger wurden Grundeln in Heringsmägen festgestellt. Sie waren verstärkt in Magenproben aus Grundsleppnetzfangen bzw. pelagischen Schleppnetzeinsätzen im Randbereich des Beckens zu finden. Eine intensivierete nächtliche Zehrung an 0-Gruppen Individuen in der oberen Wassersäule konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Längenhäufigkeiten der von Heringen aufgenommenen 0-Gruppen Sprotten und Grundeln waren mit maximalen Anzahlen im Längenbereich von 25-30 mm ähnlich. Die maximale Beutegröße betrug 41 mm. Klein-Fische traten nur in den Mägen von adulten Heringen auf, wobei eine Zunahme der mittleren Anzahl mit zunehmender Räuberlänge beobachtet wurde.

Eine Verdriftung von älteren Larven und Jungfischen aus dem Untersuchungsgebiet des Bornholm Beckens heraus erscheint möglich. Sie erklärt aber nicht die insgesamt geringen Mengen dieser Jugendstadien in den untersuchten Mägen. Die Analyse von Datensätzen aus einer internationalen Datenbank für Mageninhaltsangaben ergab, daß die Präsenz von Larven und 0-Gruppen Individuen aller Fischarten und insbesondere des Dorsches in den Mägen von Hering und Sprott auch in anderen Seegebieten der zentralen Ostsee sehr gering ist.

Ergebnisse aus 24-Std. Fischereien zeigten einen deutlichen diurnalen, an das Tageslicht gekoppelten Rhythmus in der Nahrungsaufnahme von Hering und Sprott. Der Beginn der Nahrungsaufnahme konnte während oder nach Vollendung der Vertikalwanderung in die untere Wassersäule zum Sonnenaufgang beobachtet werden. Die Einstellung des Fressens erfolgte nach Sonnenuntergang vor oder während der Rückwanderung in die obere Wassersäule. Die Dauer der täglichen Freßperiode entsprach somit der Zeitdauer zwischen Sonnenauf- und Sonnenuntergang.

Auf Basis der Entleerungsraten für Fischeier in Anzahlen (Methode 1) und für die Gesamt-Nahrung in g (Methode 2) aus 24-Std. Fischereien und Hälterungsexperimenten wurden exponentielle Koeffizienten (B) des allgemeinen Modelles der Magenentleerung bestimmt. Die Werte lagen bei 0.85 und 1.17 für den Hering bzw. 1.09 und 1.19 für den Sprott. Die Entleerung folgt somit für beide Fischarten einer konkav gekrümmten Entleerungskurve mit abfallender negativer Steigung, ähnlich der exponentiellen Entleerungsfunktion.

Die Tagesrationen einzelner Heringe und Sprotten (in g Naßgewicht) betrugen im März/April 0.4-1.6%, im Mai/Juni 2.7-3.1% und im Juli 2.0-6.0% des Körpergewichtes. Im August waren die Werte der täglichen Aufnahmen mit 1.0-4.2% des Körpergewichtes wieder rückläufig. Für Sprotten wurden im Vergleich zum Hering höhere Tagesrationen (Anteil am Körpergewicht) ermittelt.

Die nach Methode 2 für Heringe geschätzten Tagesrationen an Fischeiern waren im Mittel um 27% niedriger als die nach Methode 1 bestimmten Werte. Dabei waren die Abweichungen zwischen den Methoden bei geringen Rationen (7-20 Eier pro Tag) am größten, während geringste Abweichungen bei hohen Werten (61-132 Eier pro Tag) auftraten. Für den Sprott ergaben sich im Mittel um 38% geringere Tagesrationen nach Methode 2 im Vergleich zu Methode 1. Hohe Abweichungen zwischen beiden Methoden wurden bei hohen Rationen (147-369 Eier pro Tag) festgestellt.

Die mittlere Verdauungszeit von Fischeiern in Herings- und Sprottmägen betrug 7.0 bzw. 4.6 Stunden. Simulationsrechnungen zeigten, daß in Hälterungsexperimenten beobachtete Entleerungskurven nicht mit einer konstanten Verdauungszeit, sondern nur mit einer annähernd exponentiellen Entleerungsfunktion erklärt werden können. Die Simulationen zeigten weiterhin, daß die ungerechtfertigte Annahme einer konstanten, vom Mageninhalt unabhängigen, Verdauungszeit die Tagesrationen deutlich unter-

Zusammenfassung

schätzt. Besonders sensitiv reagierte die verwendete vereinfachte Version des Modelles (entspricht der Funktion von Bajkov 1935 mit adjustierter Freßperiode) auf Verdauungszeiten, die deutlich länger sind als die mittlere Intervalldauer der Probennahmen (2-3 Stunden). Da dies bei Fischeiern der Fall ist, wurde die Abschätzung der Tagesration auf Basis von konstanten Verdauungszeiten (Methode 3) verworfen.

Basierend auf zwei Hälterungsexperimenten im August 1991 wurde die mittlere Verdauungszeit von Fischlarven auf 1.5-3.0 Stunden geschätzt. Da die Datenbasis für eine zuverlässigere Abschätzung fehlte, wurden Tagesrationen mit Verdauungszeiten von 1, 2 und 3 Std. berechnet. Selbst bei kürzester Verdauungszeit waren die täglich konsumierten Anzahlen an Larven durch Hering und Sprot gering (< 1 Larve pro Tag). Lediglich im August 1991 und Mai/Juni 1990 ergaben sich höhere Tagesrationen durch Hering bzw. Sprot (max. 4.4 bzw. 12.9 Larven pro Tag).

Die geschätzte mittlere Verdauungszeit von Klein-Fischen in Heringsmägen betrug 7 Stunden. Die berechneten Tagesrationen waren mit maximal 0.16 Klein-Fischen pro Tag unabhängig vom Probennahmetermin niedrig.

Populationsgrößen von Hering und Sprot in der ICES Subdiv. 25 wurden über Multi- und Singlespecies Virtuelle Populationsanalysen (MSVPA, VPA) abgeschätzt. Auf Basis der Ergebnisse aus der MSVPA für die zentrale Ostsee wurden die Populationen in der Subdiv. 25 aus den räumlichen Verteilungen von Hering und Sprot während internationaler Hydroakustik-Aufnahmen abgeleitet. Die Festsetzung der Terminal-F Werte in der MSVPA orientierte sich an den Vorgaben der jeweiligen "Singlespecies" Arbeitsgruppe. Für die VPA erfolgte ein Tuning nach Laurec-Shepherd (1983), basierend auf Populationsanzahlen aus Hydroakustik-Aufnahmen. Beide Methoden lieferten ähnliche Populationsgrößen für die Subdiv. 25 mit Abweichung für den Hering ab Mitte des letzten Jahrzehntes von $< 20\%$. Für den Sprot ergaben sich sehr ähnliche Trends, wobei die VPA bei hohen Populationen in den Jahren 1983-1984 und 1991-1992 jeweils um 27-40% niedrigere Abschätzungen lieferte.

Die Größe der Teilpopulationen von Hering und Sprot im Bornholm Becken während der Laichzeit von Dorsch und Sprot wurden über die räumlichen Verteilungen der Biomassen aus Hydroakustik-Aufnahmen zu verschiedenen Jahreszeiten und eigenen Einheitsfängen bestimmt. Für den Hering waren die Populationen im März/April 1987-1991 gering ($< 0.2 \cdot 10^9$ Individuen), im Mai/Juni höher ($0.8-1.2 \cdot 10^9$) und im Juli/August maximal ($1.1-1.8 \cdot 10^9$). Für Sprotten ergaben sich maximale Populationsgrößen während der Laichzeit von März-Juni ($3.9-14.6 \cdot 10^9$), während sich die Population nach Abschluß der Laichaktivität durch Auswanderung reduzierte ($1.3-4.8 \cdot 10^9$). Aufgrund von unterschiedlichen Altersstrukturen in verschiedenen Gebieten der Subdiv. 25 führte die Verwendung von Biomassen anstelle von Abundanzen möglicherweise zu Überschätzungen der Populationszahlen in einer Größenordnung von bis zu 25%.

Auf Basis der täglichen individuellen Nahrungsrationen und der Populationsgrößen im Bornholm Becken wurde die täglichen Konsumption an Mesozooplankton durch Hering und Sprott berechnet. Die Werte lagen im März bis Mai/Juni in der Größenordnung der täglichen Zooplanktonproduktion. Erst ab Juli lag die Tagesproduktion deutlich über der Zehrung. Selbst unter Berücksichtigung einer durchaus wahrscheinlichen Unterschätzung der Produktion deutet sich eine Nahrungslimitierung an Mesozooplankton für Hering und Sprott in den ersten Monaten der Laichzeit von Dorsch und Sprott an. Dies kann mit ein Grund für die hohe Zehrung an Fischeiern in diesen Monaten sein. Parallel zum Anstieg der Produktion des Zooplanktons reduzierte sich der Wegfraß an Fischeiern.

Die Tageskonsumption an Dorscheiern durch Hering und Sprott (als realistisch eingestufte Schätzung) lag im April-Juni 1990 und 1991 ($76-228 * 10^9$ Eier) in der Größenordnung der Abundanzen im Plankton ($96-129 * 10^9$) und weit über ersten Schätzungen der Tagesproduktionen des jüngsten Entwicklungsstadiums ($23-32 * 10^9$). Dies läßt sich nur aus einer Kombination von Überschätzung der Populationsgrößen des Haupträubers Sprott, einer Unterschätzung der Abundanz an Dorscheiern durch die Ichthyoplankton-Aufnahmen und einer für die Abschätzung der Tagesproduktion verwendeten zu geringen Eisterblichkeit innerhalb des ersten Entwicklungsstadiums erklären. Die für den Juli 1991 berechnete Tageskonsumption an Dorscheiern ($57 * 10^9$) lag unter der Abundanz und Tagesproduktion im Plankton (293 bzw. $65 * 10^9$). Bedingt durch die positive Selektion von älteren Entwicklungsstadien ist allerdings auch diese Zehrung für den Entwicklungserfolg der Dorscheier von Bedeutung. Nur im August war die täglich gefressenen Anzahl ($5 * 10^9$) auch im Vergleich zur Abundanz- und Produktionswerten (156 bzw. $32 * 10^9$) sehr gering.

Die tägliche Zehrung an Sprotteiern durch die Populationen von Hering und Sprott war im März 1988 ($< 0.01 * 10^{12}$) mit weniger als 1% der Abundanz an Sprotteiern im Plankton gering. Im Gegensatz dazu lagen die Tageskonsumptionen im April 1991 sowie Mai/Juni 1990 und 1991 deutlich höher ($0.8-2.0 * 10^{12}$). Sprotten waren dabei für mindestens 94% der Zehrung verantwortlich. Verglichen mit den Abundanzen an Sprotteiern aus dem Zeitraum 1970-1984 (Grauman 1975, Grauman & Krenkel 1986, Krenkel 1981) deutet sich ein substantieller Wegfraß an, der allerdings unter 20% der jeweiligen Abundanzen gelegen haben dürfte. In den Sommermonaten reduzierte sich die Konsumption, auch im Vergleich zu Literaturangaben an Abundanzen, auf geringe Werte ($< 0.2 * 10^{12}$).

Die berechneten Tageskonsumptionen an Larven des Dorsches durch Hering und Sprott (mittlere Verdauungszeit von 2 Stunden, Populationen aus der VPA) waren im März 1988, April und Mai 1991 ($< 0.01 * 10^9$) im Vergleich zur Abundanz im Nahrungsangebot ($0.4-1.0 * 10^9$) sehr gering, im Juli und August 1991 aber weitaus höher ($0.2-0.3 * 10^9$). Sowohl im Vergleich zur Abundanz im August ($18 * 10^9$) als auch zur gesamten Saisonproduktion von $87 * 10^9$ Dorschlarven (Wieland in Vorb.) erscheint die Zehrung jedoch von untergeordneter Bedeutung. Eine Ausnahme ist die

Zusammenfassung

relativ hohe Zehrung im Mai/Juni 1990 durch Sprotten ($0.4 * 10^9$), die 36% der Abundanz und ca. 1% der Saisonproduktion an schlüpfenden Dorschlarven betrug.

Die von den Herings- und Sprottpopulationen pro Tag konsumierten Anzahlen an Sprottlarven waren in der Regel ebenfalls gering ($\leq 0.4 * 10^9$). Höhere Anzahlen wurden im August 1991 von Heringen ($2 * 10^9$) und vor allem im Mai/Juni 1990 von Sprotten gefressen ($39 * 10^9$). Verglichen mit dem Angebot an Sprottlarven in den Jahren 1988 und 1989 kann die ermittelte Zehrung, mit Ausnahme der beiden letzten Termine, als unbedeutend eingestuft werden. Die maximale Tageskonsumption im Mai/Juni 1990 betrug ebenfalls lediglich 2% der Abundanz im Plankton.

Die geschätzte Tageskonsumption an 0-Gruppen Dorschen durch Heringe im August 1991 ($83 * 10^6$) erscheint im Vergleich zum geschätzten Angebot (Ergebnis der MSVPA zu Beginn des 3. Quartals: $116 * 10^6$ Jungfische) hoch. Die ermittelte Tagesration wird jedoch als substantielle Überschätzung gewertet. Weiterhin ist nicht auszuschließen, daß die MSVPA die 0-Gruppen Anzahlen unterschätzt, so daß eine gesicherte Einordnung der Konsumtionen von 0-Gruppen Dorschen im August 1991 noch nicht möglich ist. Dies gilt auch für die Zehrung an 0-Gruppen Sprotten.

Als Ergebnis von Korrelationsanalysen zwischen dem Rekrutierungserfolg des Dorschbestandes und den Populationsgrößen an Hering und Sprott in der zentralen Ostsee bzw. im Bornholm Becken wurden signifikante negative Korrelationen festgestellt. Aufgrund der diskutierten Unsicherheiten über die wirkenden Kausalzusammenhänge können diese Korrelationen weder als indirekter Nachweis einer hohen räuberbedingten Sterblichkeit von Jugendstadien des Dorsches noch als Gegenbeweis gewertet werden.

9 Danksagung

Für die vorliegende Arbeit habe ich vielfältige Hilfe in Anspruch genommen. Für die Unterstützung bedanken möchte ich mich ausdrücklich bei:

Herrn Prof. Dr. Dietrich Schnack für die umfassende Betreuung der vorliegenden Arbeit und des gesamten Forschungsprojektes, vor allem für die nachhaltige Unterstützung bei den arbeits- und kostenintensiven Probennahmen und Laboranalysen, die ständige Diskussionsbereitschaft und konstruktive Kritik bei methodischen Problemen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes,

meinen Kollegen Kai Wieland, Francisco Zuzarte, Peter Grønkjær (Institute of Biological Sciences, Aarhus) und Pablo Gonzalez-Balzar für die gute Zusammenarbeit bei Planung und Durchführung der Feld- und Laborarbeiten, Bereitstellung umfangreichen, unveröffentlichten Datenmaterials sowie ausführliche methodische Diskussionen,

Herrn Dr. Henrik Sparholt (International Council for the Exploration of the Sea, Kopenhagen) für die Hilfestellung bei der Abschätzung der Populationsgrößen von Hering und Sprott, die Bereitstellung der internationalen Datenbank an Mageninhaltsangaben von Hering und Sprott und die Unterstützung im Rahmen der ICES "Working Group on Multispecies Assessment of Baltic Fish",

Herrn Dr. Ole Bagge und Mitarbeitern (Danish Institute for Fisheries and Marine Research, Charlottenlund) sowie Herrn Dr. Wolfgang Weber und Mitarbeitern (Institut für Seefischerei, Hamburg) für die Hilfe bei Planung und Durchführung der Probennahmen auf den Forschungsfahrten mit FS Dana und FS Solea,

Herrn Prof. Dr. Gerhard Kortum für seine organisatorische Unterstützung bei den Forschungsfahrten mit FS Alkor, FS Poseidon und FK Littorina,

den Besatzungen der Forschungsschiffe FS Dana, FS Poseidon, FK Littorina, FS Solea und der Kutter Hannelore (Hei 4) und Haegar (Hei 24) für die gute Zusammenarbeit und den großen Einsatz bei den umfangreichen Probennahmen, insbesondere aber der Besatzung von FS Alkor: Kap. Helmut Sichau und Matthias Gross, Steuermann Sigfried Perkuhn, 1. Ing. Joachim Harms, Bootsmann Alfred Thorun und den Matrosen Ernst Siever und Heinz Böhnke, die die Hauptlast der vielfältigen Arbeiten auf See zu tragen hatten,

den Mitarbeitern der fischereibiologischen Abteilung des IfM Kiel Karin Burkert, Dirk Jarosch, Rudolf Lühje und Brigitte Rohloff für ihre unermütlche, organisatorische Unterstützung und Mitarbeit, die die Durchführung der umfangreichen Probennahmen und Laborarbeiten erst ermöglichten,

Danksagung

Fr. Heike Fürderer und den Herren Dirk Gwosdz, Stefan Köster, Christian Möllmann, Stefan Neuenfeldt, Wolfgang Schober und Rüdiger Voss für die engagierte Hilfe bei den arbeitsintensiven Magenprobennahmen, Mageninhaltsanalysen und der Datenaufbereitung,

Fr. Dr. Dana Uzars und Herrn Dr. Maris Plikshs (Latvian Fisheries Research Institute, Riga) für die Bereitstellung von unveröffentlichten Daten an Mageninhalten von Hering und Sprott,

den Herren Dr. Eberhard Götze (Institut für Fangtechnik, Hamburg) und Dr. Ole Hagström (Institute of Marine Research, Lysekil) für die Bereitstellung unveröffentlichter Ergebnisse von Hydroakustik-Aufnahmen,

Herrn Dr. Axel Temming (Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Hamburg) für intensive Diskussionen über die Abschätzung von Tagesrationen,

Herrn Dr. A. Müller für die Unterstützung bei der Literatuarbeit und Nutzung seiner umfangreichen Sonderdrucksammlung,

Dr. Tomas Gröhsler (Institut für Ostseefischerei, Rostock) und den Herren Günter Köster, Maarten Ruth, Ekkehardt Wielsch für ihre kritische Durchsicht des Manuskriptes,

Fr. Dörte Meyn für die Unterstützung bei Erstellung von Abbildungen und Tabellen,

Fr. Dr. Bärbel Rimek für ihre Detektivarbeit bei der Erstellung des Literaturverzeichnisses aber vor allem dafür, daß sie mir die Freundschaft nicht gekündigt hat,

Fr. Elisabeth Grunwald für die Übernahme meiner Aufgaben im anlaufenden EG-Projekt zur Rekrutierung des Dorsches in der zentralen Ostsee während der Fertigstellung dieser Arbeit,

der Baltic Marine Environment Protection Commission (HELCOM) für die Bereitstellung unveröffentlichten Datenmaterials aus dem Baltic Marine Monitoring Programm (BMP),

der Deutsche Wissenschaftliche Kommission für Meeresforschung, die mir die regelmäßige Teilnahme an den Sitzungen der ICES "Working Group on Multispecies Assessment of Baltic Fish" ermöglichte.

Die Arbeit wurde angefertigt im Rahmen von Anstellungen im BMFT-Vorhaben 03F 0579A, im Hochschulsonderprogramm II und im EU-Projekt AIR2 94 1226. Finanziell unterstützt wurde die Studie weiterhin durch das Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Forsten und Fischerei des Landes Schleswig-Holstein.

10 Adressenliste von Personen, die unveröffentlichte Informationen oder Datenmaterial zur Verfügung stellten

- Bagge, O.: Danish Institute for Fisheries and Marine Research
Charlottenlund Slot, 2920 Charlottenlund, Dänemark
- Dahmen, K.: Institut für Meereskunde Kiel, Abt. Planktologie
Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel
- Götze, E.: Institut für Fangtechnik der Bundesforschungsanstalt für Fischerei
Palmaille 9, 22767 Hamburg
- Gonzalez-Balzar, P.: Institut für Meereskunde Kiel, Abt. Fischereibiologie
Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel
- Grønkjær, P.: Institute of Biological Sciences, Dep. of Genetics and Ecology
Ny Munkegarde, 8000 Aarhus, Dänemark
- Grygiel, W.: Sea Fisheries Institute
ul. Kollataja 1, 81-332 Gdynia, Polen
- Hagström, O.: Institute of Marine Research
P.O. Box 4, 45321 Lysekil, Schweden
- Plikshs, M.: Latvian Fisheries Research Institute
6. Daugavgrivas str., 1007 Riga, Lettland
- Thetmeyer, H.: Institut für Meereskunde Kiel, Abt. Fischereibiologie
Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel
- Uzars, D.: Latvian Fisheries Research Institute
6. Daugavgrivas str., 1007 Riga, Lettland
- Wieland, K.: Institut für Meereskunde Kiel, Abt. Fischereibiologie
Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel
- Zuzarte, F.: Institut für Meereskunde Kiel, Abt. Fischereibiologie
Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel

11 Literaturverzeichnis

- Ackefors, H. 1969: Ecological zooplankton investigations in the Baltic proper 1963-1965. Inst. Mar. Res., Lysekil, Ser. Biol., Rep.18.
- Ackefors, H. & L. Hernroth 1972: Estimations of the amount of zooplankton and fish in the Baltic proper. Medd. Havs fiskelab., Lysekil 139.
- Alheit, J. 1987: Egg cannibalism versus egg predation: Their significance in anchovies. South African Journal of Marine Science 5: 467-470.
- Andersen, K.P. & E. Ursin 1977: A multispecies extension to the Beverton and Holt theory offishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders., N.S.: 319-435.
- Aneer, G. 1975: Composition of food of the Baltic herring (*Clupea harengus* v. *membras* L.), four horn sculpin (*Myoxocephalus quadricornis* L.) and eel-pout (*Zoarces viviparus* L.) from deep soft bottom trawling in the Askö-Landsort area during two consecutive years. Merentutkimuslait. Julk./Havsforskningsint. Skr. No. 239: 146-154.
- Aneer, G. 1980: Estimates of feeding pressure on pelagic and benthic organisms by Baltic herring (*Clupea harengus* v. *membras* L.). Ophelia, Suppl. 1: 265-275.
- Anon. 1976: Report of the Working Group on Surveys of Fish Eggs and Larvae in the Baltic. ICES, C.M. 1976/P:10 (mimeo.).
- Anon.1985: Report of the Planning Group for Hydroacoustic Surveys in the Baltic. ICES, C.M. 1985/J:15 (mimeo.).
- Anon. 1988: Report of the Multispecies Working Group. ICES, C.M. 1988/Assess:23 (mimeo.).
- Anon. 1989: Report of the Multispecies Assessment Working Group. ICES, C.M. 1989/Assess:20 (mimeo.).
- Anon. 1990a: Report of the Special Meeting of the Multispecies Assessment Working Group. ICES, Doc. C.M. 1990/Assess:28.
- Anon. 1990b: Report of the Working Group on Multispecies Assessments of Baltic Fish. ICES, C.M. 1990/Assess:1 (mimeo.).
- Anon. 1990c: Report of the Planning Group for Hydroacoustic Surveys in the Baltic. ICES, C.M. 1990/J:34 (mimeo.).
- Anon. 1990d: Second periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic sea, 1984-1988; background document. Baltic Marine Environment Protection Commission, Baltic Sea Environment Proceedings No. 35 B.
- Anon. 1991a: Report of the Multispecies Assessment Working Group. ICES, C.M. 1991/Assess:7 (mimeo.).
- Anon. 1991b: Report of the Working Group on Methods of Fish Stock Assessments. ICES, C.M. 1991/Assess:25 (mimeo.).
- Anon. 1991c: Report of the Planning Group for Hydroacoustic Surveys in the Baltic. ICES, C.M. 1991/J:28 (mimeo.).
- Anon. 1992a: Report of the Working Group on Multispecies Assessments of Baltic Fish. ICES, C.M. 1992/Assess:7 (mimeo.).
- Anon. 1992b: Report of the Multispecies Assessment Working Group. ICES, C.M. 1992/Assess:16 (mimeo.).
- Anon. 1992c: Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. ICES, C.M. 1992/Assess:13 (mimeo.).
- Anon. 1993a: Working Group on Assessment of Pelagic Stocks in the Baltic. ICES, C.M. 1993/Assess:17 (mimeo.).
- Anon. 1993b: Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the Baltic. ICES, C.M. 1993/Assess:16 (mimeo.).
- Anon. 1993c: Report of the Planning Group for Hydroacoustic Surveys in the Baltic. ICES, C.M. 1991/J:6 (mimeo.).
- Anon. 1993d: Guidance to Assessment Working Groups from ACFM and the Secretariat. International Council for the Exploration of the Sea (mimeo.).

- Anon. 1993e: Report of the Study Group on the Evaluation of Baltic Fish Data. ICES, C.M. 1993/J:5 (mimeo.).
- Anon. 1994: Report of the Working Group on Multispecies Assessment of Baltic Fish. ICES, C.M. 1994/Assess:1 (mimeo.).
- Arai, M.N. & D.E. Hay 1982: Predation by medusae on Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) larvae. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1537-1540.
- Aro, E. 1989: A review of fish migration patterns in the Baltic. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 190: 72-96.
- Aro, E., Myrberg, K., Salli, A. & T. Sonnichsen 1991: Estimation of Baltic cod eggs and larvae drift by two-layer flow model with variable winds. ICES, C.M.1991/J:15 (mimeo.).
- Aro, E., Uitto, A., Vuorinen, I. & J. Flinkman 1986: The food relation of Baltic herring in the late summer in the northern Baltic Sea. ICES, C.M. 1986/J:26 (mimeo.).
- Aro, E., Vuorinen, I. & J. Flinkman 1989: The prey preference of Baltic herring in the northern Baltic sea. ICES, C.M. 1989/J:14 (mimeo.).
- Bagge, O. 1981: Cod. In: The Baltic Sea. Voipio, A. (ed.). Elsevier Oceanography Series 30. Amsterdam [u.a.]: Elsevier Scientific Publishing Company, 312- 319.
- Bagge, O. 1993: Possible effects on fish reproduction due to the changed oceanographic conditions in the Baltic proper. ICES, C.M. 1993/J:31 (mimeo.).
- Bagge, O., Bay, J., & E. Steffensen 1993: Fluctuations in abundance of the Baltic cod (*Gadus morhua*) stock in relation to changes in the environment and the fishery. NAFO Sci. Coun. Studies, 18: 35-42.
- Bailey, K.M. 1984: Comparison of laboratory rates of predation on five species of marine fish larvae by three planktonic invertebrates: effects of larval size on vulnerability. Mar. Biol. 79: 303-309.
- Bailey, K.M. & R.S. Batty 1984: Laboratory study of predation by *Aurelia aurita* on larvae of cod, flounder, plaice and herring: development and vulnerability to capture. Mar. Biol. 83: 287-291.
- Bailey, K.M. & E.D. Houde 1989: Predation on early developmental stages of marine fishes and the recruitment problem. Adv. Mar. Biol. 25: 1-83.
- Bajkov, A.D. 1935: How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. Trans. Amer. Fish. Soc. 65: 288-289.
- Balfoort, H. 1984: Experiments on digestion rate of herring larvae in fish stomachs. ICES, C.M. 1984/H:32 (mimeo.).
- Batty, R.S., Blaxter, J.H.S. & D.A. Libby 1986: Herring (*Clupea harengus*) filter-feeding in the dark. Mar. Biol. 91: 371-375.
- Berg, J. 1979: Discussion of methods of investigating, the food of fishes with reference to a preliminary study of the prey of *gobius flavescens* (Gobiidae). Mar. Biol. 50: 263-273.
- Blaxter, J.H.S. & F.G.T. Holliday 1958: Herring (*Clupea harengus* L.) in aquaria II. Feeding. Mar. Res. 6: 22pp.
- Blaxter, J.H.S. & F.G.T. Holliday 1963: The behaviour and physiology of herring and other clupeids. Adv. Mar. Biol. 1: 262-293.
- Blaxter, J.H.S. & B.B. Parrish 1965: The importance of light in shoaling, avoidance of nets and vertical migration by herring. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 30 (1): 40-57.
- Bleil, W. & D. Kästner 1987: Hydroacoustic investigations on day-and night concentrations and on the variability of trawls in the western Baltic. ICES, C.M. 1987/J:23 (mineo.).
- Bogstad, B., Lilly, G., Mehl, S., Pálsson, O.K. & G. Stefánsson 1993: Cannibalism and year-class strength in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the arcto-boreal ecosystems Barents Sea, Iceland and eastern Newfoundland. ICES, 1993/CCC Symposium/No.43 (mimeo.).
- Brewer, G.D., Kleppel, G.S. & M. Dempsey 1984: Apparent predation on ichthyoplankton by zooplankton and fishes in nearshore waters of southern California. Mar. Biol. 80: 17-28.
- Brodeur, R.D., Bailey, K.M. & S.Kim 1991: Cannibalism on eggs by walleye pollock *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Gulf of Alaska. Mar. Ecol. Prog. Ser. 71: 207-218.
- Brownell, C.L. 1985: Laboratory analysis of cannibalism by larvae of the cape anchovy *Engraulis capensis*. Trans. Amer. Fish. Soc. 114: 28-35.

- Chekunova, V.I. 1979: Energy requirements of the Baltic herring, *Clupea harengus membras*. J. Ichtyol. 19: 710-717 (in Russisch).
- Cowan, J.H., Jr. & E.D. Houde 1991: Size-dependent predation on fish larvae by ctenophores, scyphomedusae and planktivorous fish. ICES, C.M. 1991/L:34 (mimeo.).
- Christensen, V. 1983: Predation by sandeel on herring larvae. ICES, C.M. 1983/L:27 (mimeo.).
- Christensen, O. & P.O. Larsson 1979: Review of Baltic salmon research. Coop. Res. Rep. int. Coun. Explor. Sea 89.
- Coombs, S.H., Fosh, C.A. & M.A. Keen 1985: The buoyancy and vertical distribution of eggs of sprat (*Sprattus sprattus*) and pilchard (*Sardina pilchardus*). J. Mar. Biol. Ass., U.K. 65: 461-474.
- Coombs, S.H., Nichols, J.H. & C.A. Fosh 1990: Plaice eggs (*Pleuronectes platessa* L.) in the southern North Sea: abundance, spawning area, vertical distribution, and buoyancy. J. Cons. Perm. int. Explor. Mer, 47: 133-139.
- Cushing, D.H. 1974: The possible density-dependence of larval mortality and adult mortality in fishes. In: The Early Life History of Fish. J.H.S. Blaxter (ed.). Berlin [u.a.]: Springer, 103-111.
- Daan, N. 1976: Some preliminary investigations into predation on fish eggs and larvae in the southern North Sea. ICES, C.M. 1976/L:15 (mimeo.).
- Daan, N. 1979: Comparison of estimates of egg production of Southern Bight cod stock from plankton surveys and market statistics. ICES, Early Life History of Fish Symposium 1979/DS:1 (mimeo.).
- Daan, N., Rijnsdorp, A.D. & G.R. van Overbeeke 1985: Predation by North Sea herring *Clupea harengus* on eggs of plaice *Pleuronectes platessa* and cod *Gadus morhua*. Trans. Amer. Fish. Soc. 114: 499-506.
- Darby, C.D. & S. Flatman 1992: Virtual population analysis version 3.0: user's guide. NAFO SC Working Paper No. 92/45.
- Davidyuk, A.P. 1983: Pitanie Baltijskoj seldi v period s 1976 po 1980g. Rybochozjastvennye Baltiskojo morja Bd. 18 Riga Avots 1983: 31-37 (in Russisch).
- Davidyuk, A.P., Fetter, M. & S. Hoziosky 1992: Feeding and growth of Baltic herring (*Clupea harengus m. membras* L.). ICES, C.M. 1992/J:27 (mimeo.).
- Dietrich, G. & F. Schott 1974: Wasserhaushalt und Strömungen. In: Meerekunde der Ostsee. L. Magaard & G. Rheinheimer (eds.). Berlin [u.a.]: Springer, 33-42.
- Dorman, J. 1991: Investigations into the biology of the garfish, *Belone belone* (L.), in Swedish waters. J. Fish Biol. 39 (1): 59-69.
- Duncker, G. 1928: Teleostei Physoclisti 9. Gobiiformes. In: Tierwelt der Nord- und Ostsee 12g. Grimpe & Wagler. Leipzig, 121-148.
- Ehrenbaum, E. & S. Strodthmann 1904: Eier und Jungformen der Ostseefische. I. Ber. Wiss. Meeresuntersuch. N.F. Abt. Helgoland Bd. 6: 57-126.
- Elliott, J.M. & L. Persson 1978: The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Anim. Ecol. 47: 977-991.
- Elwertowski, j. 1960: Biologische Grundlagen der Sprottenfischerei in der östlichen und mittleren Ostsee. Fisch. Forsch. 3 (4): 1-19.
- Falk, U., Götz, E., Tesler, W.D. & F.G. Shvetsov 1979: Bestimmung der Sprottbiomasse in der Ostsee im Mai/Juni 1979 mittels akustischer Methoden und einer Trawlauflnahme. Fisch. Forsch. 19 (2): 19-26.
- Falk, U., Kästner, D., Hagström, O., Håkansson, N. & A. Lindquist 1980: Hydroacoustic observations in the Baltic proper in October 1979. Preliminary results. ICES, C.M. 1980/J:6 (mimeo.).
- Fänge, R. & D. Grove, 1979: Digestion. In: Fish Physiology 8. Hoar, W.S., Randall, D.J. & J.R. Brett (eds.). New York: Academic Press, 161-260.
- Fetter, M. & A. Davidyuk 1993: Herring feeding and growth in the eastern Baltic Sea during 1977-1990. ICES, C.M. 1993/J:27 (mimeo.).
- Flinkman, J., Aro, E., Vuorinen, I. & P.Kotilainen 1991: The annual changes in food selection of Baltic herring. ICES C.M. 1991/J:14 (mimeo.).
- Flinkman, J., Vuorinen, I. & E. Aro 1992: Planktivorous Baltic herring prey selectivity on reproducing copepods and cladocerans. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 73-77.

- Folkvord, A. & J.R. Hunter 1986: Size-specific vulnerability of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae to predation by fishes. Fish. Bull. U.S. 84: 859-869.
- Franck, H. 1985: Zur jahreszeitlichen Variation des thermohalinen Geschehens im westlichen Bornholmbecken. Beitr. Meereskunde 53: 3-16.
- Fraser, J.H. 1969: Experimental feeding of some medusae and chaetognatha. J. Fish. Res. Board Can. 26: 1743-1762.
- Fuiman, L.A. 1989: Vulnerability of Atlantic herring larvae to predation by yearling herring. Mar. Ecol. Prog. Ser. 51: 291-299.
- Fuiman, L.A. & J.C. Gamble 1988: Predation by Atlantic herring, sprat, and sandeels on herring larvae in large enclosures. Mar. Ecol. Prog. Ser. 44: 1-6.
- Fuiman L.A. & J.C. Gamble 1989: Influence of experimental manipulations on predation of herring larvae by juvenile herring in large enclosures. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 191: 359-365.
- Gamble, J.C. 1985: More space for the sparsely distributed: an evaluation of the use of large enclosed ecosystems in fish larval research. ICES, C.M. 1985/Mini-Symposium No. 5 (mimeo.).
- Garrod, C. & D. Harding 1981: Predation by fish on the pelagic eggs and larvae of fishes spawning in the west central North Sea in 1976. ICES, C.M. 1981/L:11 (mimeo.).
- Gibson, R.N. & I.A. Ezzi 1985: Effect of particle concentration on filter- and particulate-feeding in the herring *Clupea harengus*. Mar. Biol. 88: 109-116.
- Gislason, H. & P. Sparre 1987: Some theoretical aspects of the implementation of Multispecies Virtual Population Analysis in I.C.E.S. ICES, C.M. 1987/G:51 (mimeo.).
- Götze, E., Neudecker, T. & K.J. Staehr 1992: Report on the Hydroacoustic Survey in ICES Sub. Div. 22, 23, 24 and 25 in Oktober 1991. ICES, C.M. 1992/J:32 (mimeo.).
- Gonzalez-Balzar, P. 1994: Verteilung und Sterblichkeit von Sprotteiern im Bornholm Becken. Diplomarbeit IfM Kiel (mimeo.).
- Gonzalez-Balzar, P. & Wippenbeck, T. 1992: Nahrungsökologische Untersuchungen juveniler Dorsche im Bornholmbecken. Institut für Meereskunde Kiel, Semesterarbeit 1992 (mimeo.).
- Grauman, G.B. 1965: Changes in the egg size of cod (*Gadus morhua callarias* L.) within the spawning period. ICES, C.M. 1965/Baltic-Belt Seas Committee No. 47 (mimeo.).
- Grauman, G.B. 1975: Ecological peculiarities of reproduction of fishes with pelagic eggs. ICES, C.M. 1975/ Baltic Fish Committee (mimeo.).
- Grauman, G.B. 1976: On the distribution and passive migrations of Baltic sprat eggs and larvae in Bornholm-Slupsk spawning ground. ICES, C.M. 1976/P:8 (mimeo.).
- Grauman, G.B. 1981: Passive migrations of the Baltic sprat on the early stages of ontogenesis. Fisch. Forsch. 19 (2): 75-76 (in russisch).
- Grauman, G.B. 1984: Ichthyoplankton. In: Review of Baltic Sea bioproductivity. Moscow 3: 259-428 (in Russisch).
- Grauman, G.B. & K. Krenkel 1986: Investigations about the dynamic of spawning processes of the Baltic sprat in 1984. ICES, C.M. 1986/J:17 (mimeo.).
- Grimm, S.K. & T. Herra 1984: Spawning cycles of southern Baltic fishes based on surveys of eggs and larvae. ICES, C.M. 1984/J:30 (mimeo.).
- GrønkJær, P. in Vorb.: Vertical distribution, nutritional condition and growth of cod larvae in the Bornholm Basin. Progressionsbericht zur Dissertation, Universität Aarhus
- Grygiel, W. 1990: Fluctuations in Polish sprat catches in 1981-1986 and sprat biological characteristics vs the stocks of this species. Bull. Sea. Fish. Inst. 1-2 (117-128).
- Gulland, J.A. 1965: Estimation of mortality rates. In: Key papers on fish populations. D.H. Cushing (ed.). Oxford: IRL PRESS, 1983, 231-241.
- Hagström, O., Håkansson, N., Lindquist, A., Kästner, D. & O. Rechlin 1981: Acoustic estimates of the herring and the sprat stocks in the Baltic proper October 1980. Preliminary results. ICES, C.M. 1981/J:14 (mimeo.).
- Hagström, O., Håkansson, N., Kästner, D. & N. Schultz 1982: Acoustic estimates of the herring and the sprat stocks in the Baltic proper and the Bothnian Sea 1981. Preliminary results. ICES, C.M. 1982/J:6 (mimeo.).

- Hagström, O., Palmén, L.-E., Degnbol, P. & O. Rechlin, 1983: Acoustic estimates of the herring and the sprat stocks in the Baltic proper, the Bothnian Sea and the Gulf of Bothnia 1982. Preliminary results. ICES, C.M. 1983/J:9 (mimeo.).
- Håkansson, N., Kollberg, S., Falk, u., Götze, E. & O. Rechlin 1979: A hydroacoustic and trawl survey of herring and sprat of the Baltic proper in October 1978. Fisch. Forsch. 17 (2): 7-23.
- Halbeisen, H.-W. 1988: Bestimmungsschlüssel für Fischlarven der Nordsee und angrenzender Gebiete. Ber. Inst. f. Meeresk. Kiel 178: 1-76.
- Hansen, W. 1955: The food of herring on the Bloden Ground (North Sea) in 1953. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 21: 61-64.
- Hansson, S., Larsson, U. & S. Johannsson 1990: Selective predation by herring and mysids, and zooplankton community structure in a Baltic Sea coastal area. J. Plankton Res. 12 (5): 1099-1116.
- Hardy, A.C. 1924: The herring in relation to its animate environment, part 1: The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England. Fish. Inv. England, ser. 2, 7 (3): 1-53.
- Hattori, S. 1962: Predatory activity of *Noctiluca* on anchovy eggs. Bulletin Tokai Regional Fish. Res. Lab. 9: 211-220.
- Heinen, A. 1912: Die planktonischen Fischeier und Larven der Ostsee 1910/1911. Wiss. Meeres-unters.. N.F. Abt. Kiel 14: 129-189.
- Hela, I. & T. Laevastu 1962. Fisheries Hydrography. London: Fishing News Books Ltd..
- Helgason T. & H. Gislason 1979: VPA-analysis with species interaction due to predation. ICES, C.M. 1979/G:52 (mimeo.)
- Hernroth, L. (ed.) 1985: Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Mesozooplankton biomass assessment. The Baltic Marine Biologists, No.10.
- Hernroth, L. & H. Ackefors 1979: The zooplankton of the Baltic proper - a long term investigation of the fauna, its biology and ecology. Rep. Fishery Bd Swed. Inst. mar. Res. 2: 59 pp.
- Herra, T. 1988a: Ichthyoplankton survey in the southern Baltic in August 1987. ICES, C.M.1988/L:23 (mimeo.).
- Herra, T. 1988b: Recruitment variability of sprat in the southern Baltic - survival during the egg and larval stage. ICES, C.M. 1988/L:22 (mimeo.).
- Herra, T. & S.K. Grimm 1983: Preliminary results of ichthyoplankton survey of the southern Baltic Sea in May 1983. ICES, C.M. 1983/L:15 (mimeo.).
- Hinrichs, R. 1985: Menge und Zusammensetzung der Nahrung bei Hering und Sprott der Ostsee in den Jahren 1980-1982. Fisch. Forsch. 23 (1): 70-81.
- Hinrichs, R. 1986: Nahrungsuntersuchungen und diurnaler Rhythmus der Nahrungsaufnahme von Hering und Sprott der Ostsee. Fisch. Forsch. 24 (2): 31-37.
- Hopkins, P.J. 1988: Predation by herring on fish eggs and larvae in the northern North Sea. ICES, Early Life History Symposium, 1988, Paper No. 88 (mimeo.).
- Houde, E.D. 1985: Mesocosms and recruitment mechanisms. ICES, C.M. 1985/Mini Symposium No.4 (mimeo.).
- Hourston, A.S., Rosenthal, H. & S. Kerr 1981: Capacity of juvenile herring to feed on larvae of their own species. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1044: 9pp.
- Hunter, J.R. 1981: Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries. R. Lasker (ed.). Seattle: University of Washington Press, 33-77.
- Hunter, J.R. & C.A. Kimbrell 1980: Egg cannibalism in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., U.S. 78 (3): 811-816.
- Jensen, H. & H. Sparholt 1992: Estimation of predation mortality of cod in the Central Baltic using the MSVPA. ICES, C.M. 1992/J:23 (mimeo.).
- Jespersen, P. 1928: Investigations on the food of the herring in Danish Waters. Medd. Komm. f. Havunders., Kbh. Ser. Plankton 2 (2): 150 pp.
- Jobling, M. 1986: Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. Environmental Biology of Fishes 16 (1-3): 35-50.

- Jones, R. 1974: The rate of elimination of food from the stomachs of haddock *Melanogrammus aeglefinus*, cod *Gadus morhua* and whiting *Merlangius merlangus*. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 35: 225-243.
- Kändler, R. 1938: Untersuchungen über das Laichen des Dorsches im Herbst. Kieler Meeresforsch. 2: 272-292.
- Kändler, R. 1944: Untersuchungen über den Ostseedorsch während der Forschungsfahrten mit dem R.F.D. "Poseidon" in den Jahren 1925-1938. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 11: 137-245.
- Kändler, R. 1949: Die Häufigkeit pelagischer Fischeier in der Ostsee als Maßstab für die Zu- und Abnahme der Fischbestände. Kieler Meeresforsch. 6: 73-89.
- Kästner, D. & K. Krenkel 1981: Vorläufiger Bericht über die gemeinsame hydroakustische Bestandsaufnahme des Ostseesprotts im Mai 1981 durch die DDR, UDSSR und VRP. Institut für Hochseefischerei und Fischverarbeitung Rostock-Marienehe, Rostock (mimeo.).
- Kästner, D. & K. Krenkel 1983: Reisebericht über die 85. Reise des FFS "Eisbär" in die Ostsee vom 27.05. bis 17.06.1983. Institut für Hochseefischerei und Fischverarbeitung Rostock-Marienehe, Rostock (mimeo.).
- Kästner, D., Oeberst, R., Hamann, K., Shvetsov, F., Baturin, V. & I. Litvinov 1984: Preliminary results of a joint hydroacoustic sprat survey by the USSR and GDR in the Baltic in May 1984. ICES, C.M. 1984/J:7 (mimeo.).
- Khanh, N. van, Drzycimski, I. & J. Chojnacki 1972: Feeding and food composition of sprat from Bornholm depth. Acta Ichthyol. 2 (2): 55-66.
- Kielmann, J. 1981: Grundlagen und Anwendung eines numerischen Modells der geschichteten Ostsee. Teil 1 und 2. Ber. Inst. f. Meeresk. Kiel, No. 87a und b: 158 & 116pp.
- Kitchell, J.F., Stewart, D.J. & D. Weininger 1977: Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). J. Fish. Res. Board Can. 34: 1922-1935.
- Kjesbu, O.S. 1988. Aspects of the reproduction in cod (*Gadus morhua* L.): Oogenesis, fecundity, spawning in captivity and stage of spawning. Diss. Bergen (mimeo.).
- Köster, F.W., Schober, W., Korves, A. & R. Schneider 1990: Tank experiments on board: a useful tool for the estimation of stomach evacuation rates? ICES, C.M. 1990/G:34 (mimeo.).
- Korn, H. 1959: Vergleichend-embryologische Untersuchungen an *Harmothoe* Kinberg 1857 (Polychaeta, Annelida). - Organogenese und Neurosekretion. Zeitschr. Wiss. Zool. 161: 345-443.
- Kornilovs, G., Berzinsh, V., & L. Sidrevics 1992: The analysis of mean weight-at-age changes of Baltic herring in the Gulf of Riga. ICES, C.M. 1992/J:24 (mimeo.).
- Krauss, W. & B. Brügge 1991: Wind-produced water exchange between the deep basins of the Baltic Sea. J. Phys. Oceanogr. 21: 373-384.
- Krenkel, K. 1981: Occurrence of sprat (*Sprattus sprattus*) and cod (*Gadus morhua*) spawn and larvae in the Baltic Sea from 1977 to 1980. Fisch. Forsch. 9 (2): 31- 36.
- Kuhlmann, D. 1977: Laboratory studies on the feeding behaviour of the chaetognaths *Sagitta setosa* J. Muller and *S. elegans* Verrill with special reference to fish eggs and larvae as food organisms. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 25: 163-171.
- Laevastu, T. & H.A. Larkins 1981: Marine fisheries ecosystems: Its quantitative evaluation and management. Farnham: Fishing News Books Ltd., 162 pp.
- Lafontaine, Y. de & W.C. Leggett 1987: Effect of container size on estimates of mortality and predation rates in experiments with macrozooplankton and larval fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 1534-1543.
- Lancraft, T.M. & B.H. Robison 1980: Evidence of postcapture ingestion by midwater fishes in trawl nets. Fish. Bull., U.S. 77: 713-717.
- Lankov, A. 1986: The food of young Baltic herring *Clupea harengus membras* L. in the Gulf of Finland. ICES, C.M. 1986/J:4 (mimeo.).
- Lankov, A. 1988: On the role of the sprat (*Sprattus sprattus balticus* Schn.) in the ecosystem of the northern Baltic. ICES, C.M. 1988/J:12 (mimeo.).

- Larsson, P.-O. in Druck: Recent development of the cod stocks around Sweden and possible reproduction disturbances. In: Report from the Uppsala Workshop on reproduction disturbances in fish, 20-22. Oct. 1993. L. Norrgren (ed.), Swedish Environment Protection Board.
- Last, J.M. 1989: The food of herring, *Clupea harengus*, in the North Sea, 1983-1986. J. Fish. Biol. 34: 489-501.
- Laurec, A. & J.G. Shepherd 1983: On the analysis of catch and effort data. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. 41: 81-84.
- Laurence, G.C., Halavik, T.A., Burns, B.R. & A.S. Smigielski 1979: An environmental chamber for monitoring "in situ" growth and survival of larval fishes. Trans. Amer. Fish. Soc. 108: 197-203.
- Lebour, M.V. 1925: Young anglers in captivity and some of their enemies. A study in a plunger jar. J. Mar. Biol. Assoc., U.K. 13: 721-734.
- Lehmann, A. 1992: Ein dreidimensionales baroklines wirbelaufösendes Modell der Ostsee. Ber. Inst. f. Meeresk. Kiel 231, 104 pp.
- Lemmetyinen, R. & J. Mankki 1975: The three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the food chains of the northern Baltic. Merentutkimuslait. Julk./Havsforskningsinst. Skr. 239: 155-161.
- Lillelund, K. 1967: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss carnivorer Cyclopiden auf die Sterblichkeit der Fischbrut. Z. Fisch. Hilfswiss. 15: 29-43.
- Lillelund, K. & R. Lasker 1971: Laboratory studies of predation by marine copepods on fish larvae. Fish. Bull., U.S. 69: 655-667.
- Lindahl, O. 1977: Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic in 1976, and a summary of results from 1973 - 1976. Medd. Havsfiskelab., Lysekil 220.
- Lindquist, A. 1971: Contribution to knowledge of the Baltic sprat, (*Sprattus sprattus*). ICES, C.M. 1971/H:19 (mimeo.).
- Lockwood, S.J. 1980: Density-dependent mortality in 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) populations. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 39: 148-153.
- Lonning, S. & P. Solemdal 1972: The relation between thickness of chorion and specific gravity of eggs from Norwegian and Baltic flatfish populations. Fisk. Dir. Skr. (Ser. Havunders.) 16: 77-88.
- Logachev, V.S. & Y.E. Mordvinov 1980: Swimming speed and activity of larvae of round goby and some predatory crustaceans of the Black Sea. Sov. J. Mar. Biol. 5: 227-229.
- Lohmeyer, U. & G. Hempel 1977: Winter food of the Baltic herring (*Clupea harengus* L.). ICES, C.M. 1977/P:7 (mimeo.).
- Lozán, J.L. 1992: Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Studentexte 74. Berlin, Hamburg: Paul Parey Verlag
- Mankowski, N. 1947: Ernährung und Nahrung der Sprotten in der südlichen Ostsee. Arch. Hydrobiol. i Rybactwa 13: 90p. (in Polnisch).
- Margonski, P., Horbowa, K., Grelowski, A. & T.B. Linkowski in Druck: Cooccurrence of medusae (*Aurelia aurita*) and cod eggs in the Bornholm Basin. ICES, C.M. 1994.
- Matthäus, W. 1993: Major inflows of highly saline water into the Baltic Sea - A review. ICES, C.M. 1993/C:52 (mimeo.).
- McGurk, M.D. 1986: Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: Role of spatial patchiness. Mar. Ecol. Prog. Ser. 34: 227-242.
- Mielck, W. & C. Künne 1935: Fischbrut- und Planktonuntersuchungen auf dem R.F.D. "Poseidon" in der Ostsee, Mai/Juni 1931. Ber. Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Helgoland 19: 1-120.
- Möller, H. 1980: Scyphomedusae as predators and food competitors of larval fish. Meeresforsch. 28: 90-100.
- Möllmann, C. & R. Voss in Vorb.: Horizontalverteilung und Abundanz von Fischlarven im Bornholm Becken. Institut für Meereskunde Kiel, Semesterarbeit 1994 (mimeo.).
- Mohn, R.K. & R. Cook 1993: Introduction to Sequential Population Analysis, work-book. NAFO Sci. Counc. Studies 17: 1-110.
- Morawa, F.W. 1954: Laichen, Laichbedingungen und Laichplätze des Sprottes (*Clupea sprattus* L.), dargestellt auf Grund von Untersuchungen in der Kieler Bucht. Z. f. Fisch. 3: 343-373.

- Müller, A. 1976: Fish eggs and larvae in Bornholm Basin in 1973-1975. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 24 (1975/76): 332-338.
- Müller, A. 1982: Das Räuber/Beute-Verhältnis im Zooplankton des Bornholm Beckens im April des Jahres 1975. Abschlußbericht zum Forschungsprogramm Mu 479/1 - Deutsche Forschungsgemeinschaft.
- Müller, A. 1988: Vertikal distribution of ichthyoplankton in the Bornholm Basin. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 6: 341-347.
- Müller, A. & O. Bagge 1984: The occurrence of cod eggs and the size of fish eggs in Bornholm Basin. ICES, C.M. 1984/J:17 (mimeo.).
- Müller, A., Muhsin, K. and F.W. Köster 1990: Ovarian maturation and batch fecundity in Baltic sprat from the Bornholm Basin, 1988. ICES, C.M. 1990/J:30 (mimeo.).
- Müller, A. & T. Pommeranz 1984: Vertical distribution of fish eggs in the Bornholm Basin, Baltic. Int. Symp. on Early Life History of Fishes and 8th Annual Larval Fish Conference, Vancouver 1984.
- Müller, A. & F. Zuzarte 1989: Vertical distribution, seasonal composition and abundance of zooplankton in the Bornholm Basin, Baltic 1987. 11th Baltic Marine Biologists Symposium, Szczecin 1989, Poster 27.
- Mužinić, S. 1931: Der Rhythmus der Nahrungsaufnahme beim Hering. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 6: 62-64.
- Naglis, A & L. Sidrevics 1993: The analysis of mean weight-at-age changes of Baltic herring in the eastern Baltic proper, SD 28. ICES, C.M. 1993/J:24 (mimeo.).
- Nehring, D. & E. Franke 1988: Untersuchungen über die mittelfristige Vorhersage einiger fischereirelevanter ozeanologischer Größen in der Ostsee. Fisch. Forsch. 26: 7-13.
- Nehring, D. & W. Matthäus 1991: Current trends in hydrographic and chemical parameters and eutrophication in the Baltic Sea. Int. Revue ges. Hydrobiol. 76 (3): 297-316.
- Nissling, A. 1993: Survival of eggs and yolk sac larvae of Baltic cod (*Gadus morhua* L.) at low oxygen levels at different salinities. ICES 1993/CCC Symposium/No.36 (mimeo.).
- Nissling, A. & L. Westin 1991: Egg mortality and hatching rate of Baltic cod (*Gadus morhua*) in different salinities. Mar. Biol. 111: 29-32.
- Ogilvie, H.S. 1934: A preliminary account of the food of herring in the north-western North Sea. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 89: 85-92.
- Ohldag, S., Schnack, D. & U. Waller 1991: Development of Baltic cod eggs at reduced oxygen concentration levels. ICES, C.M. 1991/J:39 (mimeo.).
- Øiestad, V. 1982: Application of enclosures to studies on the early life history of fishes. In: Marine mesocosms. Grice, G.D. & M.R. Reeve (eds.). Berlin [u.a.]: Springer, 49-62.
- Øiestad, V. 1985: Predation on fish larvae as a regulatory force, illustrated in mesocosm studies with large groups of larvae. NAFO Sci. Coun. Studies 8: 25-32.
- Ojaveer, E. 1981: Marine pelagic fishes. In: The Baltic Sea. Voipio, A. (ed.). Elsevier Oceanography Series 30. Amsterdam [u.a.]: Elsevier Scientific Publishing Company, 276-292.
- Olson, R.J. & A.J. Mullen 1986: Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. Environmental Biology of Fishes 16 (1-3): 183-191.
- Orlowski, A. 1985: Distribution and size of fish stocks in the Polish fisheries zone in the Baltic (the cruise of RV. Profesor Siedlecki May 23-June 5, 1985). Bull. Sea. Fish. Inst. 5-6 (91-92): 10-19.
- Orlowski, A. 1988: Hydroacoustic estimation of commercial fish stocks of the southern Baltic in August 1987 (results of cruise of RV. Profesor Siedlecki) Biul. MIR 1-2 (105-106): 52-62.
- Orlowski, A. 1989a: Application of acoustic methods for research on distribution of fish and scattering layers in relation to environmental conditions. Studia i Materia ly, Seria B, No. 57.
- Orlowski, A. 1989b: Distribution and size of fish stocks in the Polish fishery zone, determined by hydroacoustic method (cruise of R.V. Profesor Siedlecki, 15.08-9.09.1988). Bull. Sea. Fish. Inst. 3-4 (113-114): 37-49.
- Ostrowski, J. 1993: Effects of sampling site on the herring food composition in the southern Baltic. ICES, C.M. 1993/J:12 (mimeo.).

- Ostrowski, J. & A. Mackiewicz 1992: Feeding of herring and cod in the southern Baltic in 1991. ICES, C.M. 1992/J:17 (mimeo.).
- Otterlind, G. 1984: On fluctuations of the Baltic cod stock. ICES, C.M. 1984/J:14 (mimeo.).
- Palsson, W.A. 1984: Egg mortality upon natural and artificial substrata within Washington State spawning grounds of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). M.S. Thesis, Seattle (WA): University of Washington, 191 pp.
- Palsson, O.K. 1993: A review of the trophic interactions of cod stocks in the North Atlantic. ICES 1993/CCC Symposium/No.42 (mimeo.).
- Pedersen, B.H., Buchmann, K. & M. Koie 1993: Baltic larval cod *Gadus morhua* are infested with a protistan endoparasite in the yolk sac. Dis. aquat. Org. 16: 29-33.
- Pennington, M. 1985: Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach contents data. Dana 5: 81-86.
- Plikshs, M., Kalejs, M. & G. Grauman 1993: The influence of environmental conditions and spawning stock size on the year-class strength of the eastern Baltic cod. ICES, C.M. 1993/J:2? (mimeo.).
- Pommeranz, T. 1974: Resistance of plaice eggs to mechanical stress and light. In: The early life history of fish. J. H. S. Blaxter (ed.). Berlin [u.a.]: Springer, 397-416.
- Pommeranz, T. 1981: Observations on the predation of herring (*Clupea harengus* L.) and sprat (*Sprattus Sprattus* L.) on fish eggs and larvae in the southern North Sea. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 178: 402-404.
- Pommeranz, T., Fischer H., Herrman, C., Kühn, A. & K. Ohm 1979: The multiple high-speed zooplankton sampler "Messhai". ICES, C.M. 1979/Poster 4 (mimeo.).
- Pope, J. 1979: A modified cohort analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. ICES, C.M. 1979/H:16 (mimeo.).
- Popiel, J. 1951: Feeding and food of the herring (*Clupea harengus* L.) in the Gulf of Gdansk and in the adjoining waters. Pr. morsk. Inst. Ryb. Gdynia 6: 29-56 (in Polnisch).
- Popiel, J. 1984: On the biology of the Baltic herring. Reports of the Sea Fisheries Institute, Gdynia No. 19: 7-16.
- Purcell, J.E. 1985: Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. Bull. Mar. Sci. 37: 739-755.
- Raid, T. & A. Lankov 1993: Recent changes in feeding of herring and sprat in the northeastern Baltic. ICES, C.M. 1993/J:8 (mimeo.).
- Rohlf, F.J. & R.R. Sokal 1981: Statistical Tables. 2nd ed. San Francisco [u.a.]: W.H. Freeman & Co.
- Rudstam, L.G. 1988: Exploring the dynamics of herring consumption in the Baltic: Applications of an energetic model of fish growth. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 6: 312-322.
- Rudstam, L.G., Danielsson, K., Hansson, S. & S. Johansson 1989: Diel vertical migration and feeding patterns of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic Sea. Mar. Biol. 101: 43-52.
- Sachs, L. 1984: Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden. 6. Aufl. Berlin [u.a.]: Springer.
- Sameoto, D.D., Jaroszynski, L.O. & W.B. Fraser 1980: BIONESS, a new design in multiple net zooplankton samplers. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 722-724.
- Sarvala, J. 1971: Ecology of *Harmothoe sarsi* (Malmgren) (Polychaeta, Polynoidae) in the northern Baltic area. Ann. Zool. Fennici 8: 231-309.
- Sarvala, J. 1986: Interannual variation of growth and recruitment in *Pontoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea: Amphipoda) in relation to abundance fluctuations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 101 (1-2): 41-59.
- Savage, R.E. 1937: The food of North Sea herring 1930-1934. Fish. Inv. U.K., ser. 2, 15 (5): 5-57.
- Shader, M. & F. Evans 1975: Feeding and gut structure of *Parathemisto gaudichaudi* (Guerin) (Amphipoda, hyperiidea). J. Mar. Biol. Assoc., U.K. 55: 641-656.
- Shepherd, J.G. 1992: Extended survivor analysis. An improved method for the analysis of catch-at-age data & catch-per-unit-effort data. MAFF Directorate of Fisheries Research Lowestoft (mimeo.).

- Shvetsova, G., Shvetsov, F. & S. Hoziosky 1992. Distribution, abundance, and annual production of *Mysis mixta* Lilljeborg in eastern and southeastern Baltic. ICES, C.M. 1992/L:29 (mimeo.).
- Shvetsov, F., Baturin, V., Goetze, E., Oeberst, R. & D. Kästner 1986: Preliminary results of a joint hydroacoustic sprat survey by the USSR and GDR in the Baltic in May 1986. ICES, C.M. 1986/J:15 (mimeo.).
- Shvetsov, F., Grygiel, W., Fetter, M., Chervontsev, V. & A. Rudneva 1992: Distribution and size of herring and sprat stocks in the Baltic Proper, determined by the acoustic method (October 1991). ICES, C.M. 1992/J:8 (mimeo.).
- Shvetsov, F.G. & M.L. Starodub 1986: K metodike raschjota sutochnogo ratsiona baltijskogo shprota. Fisch. Forsch. 24 (2): 50-51 (in Russisch).
- Sissenwine, M.P. 1984: Why do fish populations vary ? In: Exploitation of Marine Communities. R. May (ed.). Berlin [u.a.]: Springer, 59-94.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf 1981: Biometry. 2nd ed. San Francisco [u.a.]: W.H. Freeman & Co.
- Sparholt, H. 1989: The ICES multispecies VPA's for the Baltic Fish Stocks. ICES 1989 Symposium on Multispecies Models relevant to Management of Living Resources/No. 6 (mimeo.).
- Sparholt, H. 1993: Input stomach data to the central Baltic MSVPA. ICES, C.M. 1993/J:11 (mimeo.).
- Sparholt, H. (ed.) 1993: Growth changes of herring in the Baltic. Report to the Nordic Council, International Council for the Exploration of the Sea (mimeo.).
- Sparholt, H. & H. Gislason 1990: Bias in the MSVPA estimates of suitabilities when more than one year of stomach data are available. Working Doc. to the Working Group on Multispecies Working Group (mimeo.).
- Sparholt, H., Jensen, H. & I.B. Jensen 1991: The international cod stomach data base for the Baltic Sea and some preliminary analysis. ICES, C.M. 1991/J:30 (mimeo.).
- Sparre, P. 1980: A goal function of fisheries (legion analysis). ICES, C.M. 1980/G:40 (mimeo.).
- Sparre, P. 1993: Discussion of the estimation of suitability coefficients from more than one year's stomach content data. Working Doc to the Baltic Multispecies Working Group. (mimeo.).
- Starodub, M.L. & N.M. Kondratjeva 1988: Feeding and fatness dynamics of Baltic sprat in 1982-1987. ICES, C.M. 1988/J:6 (mimeo.).
- Starodub, M.L., Shvetsov, F. & S. Hoziosky 1992: The feeding of sprat in the eastern Baltic. ICES, C.M. 1992/J:26 (mimeo.).
- Steedman, H.R. 1976: Zooplankton fixation and preservation. UNESCO Monogr. Oceanogr. Methodol. 4: 350pp.
- Steffensen, E. 1980: Daily growth increments observed in otoliths from juvenile east Baltic cod. Dana 1: 29-37.
- Stewart, D.J. & F.P. Binkowski 1986: Dynamics of consumption and food conversion by alewives: an energetic-modeling synthesis. Trans. Amer. Fish. Soc. 115: 643- 661.
- Stigebrandt, A. 1987: Computation of the flow of dense water into the Baltic Sea from hydrographical measurements in the Arkona Basin. Tellus 39 A: 140-177.
- Szaniawska, A. & K. Wiktor 1989: Harmothoe sarsi: an energy resource in the Baltic. Poster, 11 th. BMB Symposium, Szczecin, Polen 1989.
- Szypula, J. 1985: Comparative studies on herring and sprat feeding in the southern Baltic within 1978-1982. Acta Ichthyol. 15 (2): 75-89.
- Szypula, J. & W. Zalachowski 1984: Duration of food evacuation in herring, *Clupea harengus* L., and *Sprattus sprattus* (L.). Acta Ichthyol. 14 (1-2): 93-104.
- Temming, A. & F.W. Köster 1990: Stomach evacuation rates of cod and herring estimated from ship-board tank experiments and field data. ICES, C.M. 1990/G:31 (mimeo.).
- Temming, A. & N.G. Andersen 1992: Modelling gastric evacuation in cod, a new gastric evacuation model applicable for the estimation of the daily ration of cod in the field. ICES, C.M. 1992/G:61 (mimeo.).
- Theilacker, G.H. & R. Lasker 1974: Laboratory studies of predation by euphausiid shrimps on fish larvae. In: The Early Live History of Fish. J.H.S. Blaxter (ed.). Berlin [u.a.]: Springer, 287-300.
- Thompson, B.M. & J.D. Riley 1981: Egg and larval development studies in the North Sea cod (*Gadus morhua* L.). Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 178: 553-559.

- Tyler, A. 1970: Rates of gastric emptying in young cod. J. Fish. Res. Board., Can. 27 (7):1177-1189.
- Ursin, E., Pennington, M., Cohen, E.B. & M.D. Grosslein 1985: Stomach evacuation rates of Atlantic cod (*Gadus morhua*) estimated from stomach contents and growth rates. Dana 5: 63-80.
- Uzars, D., Plikshs, M., Grauman, G., Kalejs, M., & T. Baranova 1991: Cod distribution and spawning in the Gotland Basin in the 1980-ies. ICES, C.M. 1991/J:5 (mimeo.).
- Välipakka, P. 1990: Zur Verbreitung, Biologie und Ökologie von *Mysidacea* (Crustacea, Malacostraca) in der Mecklenburger Bucht und in den küstenfernen Gebieten der eigentlichen Ostsee (1985-1988). Diss. Universität Rostock (mimeo.).
- Waldmann, J. 1959: Quantitative Planktonuntersuchungen in der mittleren Ostsee 1954/55. Z. f. Fisch. 8 (4-6): 371-411.
- Westernhagen, H. von, Rosenthal, H., Kerr, S. & G. Furstenberg 1979: Factors influencing predation of *Hyperoche medusarum* (Hyperiid: Amphipoda) on larvae of the Pacific herring *Clupea harengus pallasii*. Mar. Biol. 51: 195-201.
- Westin, L. & A. Nissling 1991: Effects of salinity on spermatozoa motility, percentage of fertilized eggs and egg development of Baltic cod (*Gadus morhua*), and implications for cod stock fluctuations in the Baltic. Mar. Biol. 108: 5-9.
- Wheeler, A. 1978: Key to the Fishes of Northern Europe. A Guide to the identification of more than 350 species. London: F. Warner & Co. Ltd.
- Wiebe, P., Burt, K.H., Boyd, S.H. & A.W. Morton 1976: A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. J. Mar. Res. 34: 313-326.
- Wieland, K. 1987: Untersuchungen zur Sterblichkeit von Dorscheiern im Bornholm Becken. Diplomarbeit IfM Kiel (mimeo.).
- Wieland, K. 1987: Distribution and mortality of cod eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea). ICES, C.M. 1987/G:56 (mimeo.).
- Wieland, K. 1988: Distribution and mortality of cod eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea) in May and June 1986. Kieler Meeresforsch. 6: 331-340.
- Wieland, K. 1989a: Small-scale vertical distribution and mortality of cod and sprat eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea) during two patch studies in 1988. ICES C.M.1989/J:19 (mimeo.).
- Wieland, K. 1989b: Vertical distribution of cod and sprat eggs in the central Bornholm Basin (Baltic Sea) related to different hydrographic conditions in 1986 and in 1988. ICES, C.M. 1989/J:20 (mimeo.).
- Wieland, K. in Vorb.: Einfluß der Hydrographie auf die Vertikalverteilung und Sterblichkeit der Eier des Ostseedorsches (*Gadus morhua callarias*) im Bornholm Becken, südliche zentrale Ostsee. Diss. Institut für Meereskunde Kiel.
- Wieland, K., Waller, U. & D. Schnack in Druck: Development of Baltic cod at different levels of temperature and oxygen content. Dana special issue: Fish and Fisheries in the Baltic.
- Wieland, K. & F. Zuzarte 1991: Vertical distribution of cod and sprat eggs and larvae in the Bornholm Basin (Baltic Sea) 1987-1990. ICES, C.M. 1991/J:37 (mimeo.).
- Winberg, G.G. 1956: Rates of metabolism and food requirements of fish. Nauch. Fr. Beloruss. Gos. Univ., Im. V.I. Lenina. 253 p. (Transl. by J. Fish. Res. Board, Can. Transl. Ser. 164, 1960).
- Windell, J.T. 1966: Rate of digestion of the bluegill sunfish. Invest. Indiana Lakes and Streams, 7: 185-214.
- Yamashita, Y., Kitagawa, D. & T. Aoyama 1985: A field study of predation of the hyperiid amphipod *Parathemisto japonica* on larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 51:1599-1607.
- Zalachowski, W., Szypula, J., Krzykowski, S. & I. Krzykawska 1975: Feeding of some commercial fishes in the southern region of the Baltic Sea in 1971 and 1972. Pol. Arch. Hydrobiol. 22 (3): 429-448.
- Zalachowski, W., Szypula, J., Krzykowski, S. & I. Krzykawska 1976: Composition and amount of food consumed by sprat, herring and cod in the Southern Baltic in the years 1971-1974. ICES, C.M. 1976/P:23 (mimeo.).